

**Raum-zeitliche Verteilungsmuster von Feldhasen
(Lepus europaeus Pallas)
in einem Ackerbaugebiet
des Schweizerischen Mittellandes**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur
Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II
der
Universität Zürich

von

HANS PETER PFISTER
aus Wetzikon ZH

Begutachtet von Herrn
Prof. Dr. H. Kummer

Eich ~~1984~~

1985



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507212_0006

Meiner Frau Annatina gewidmet

* * *

Mit Unterstützung des Allgemeinen Schweizerischen Jagdschutzvereins
(A.S.J.V.), des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissen-
schaftlichen Forschung (Kredit Nr. 3.0820.73) und der Kantone Solothurn und
Zürich.

Dank

Mit dieser Arbeit wurde ein weiterer Teil der Untersuchungen über den Rückgang des Feldhasen im Schweizerischen Mittelland fertiggestellt. Das breit angelegte Untersuchungsprogramm, an dem sich mehrere Wissenschaftler beteiligten, wurde durch einige mir nahestehende Personen ermöglicht, denen ich zu besonderem Dank verpflichtet bin: Herr E. Winzeler, Präsident des Allgemeinen Schweizerischen Jagdschutzvereins (A.S.J.V.) regte die Untersuchung an und war für den wesentlichsten Teil der Finanzierung besorgt. Er liess mir in kritischen Zeiten uneingeschränkte Unterstützung und erwies sich während der langwierigen Arbeit auch in moralischer Hinsicht als wertvolle Hilfe. Herr Prof. Dr. H. Kummer übernahm die Leitung dieser Arbeit sowie die wissenschaftliche Verantwortung für das gesamte Projekt. Ihm verdanke ich viele wichtige Denkanstösse und grundlegende methodische Hinweise. Bei der Leitung der Arbeit wurde Herr Prof. Kummer von Herrn Dr. D. Turner assistiert, der das Manuskript eingehend und kritisch begutachtete. Der Initiative von Herrn Dr. A. Krämer habe ich es zu verdanken, dass ich mich an dieses anspruchsvolle und interessante Projekt herangewagt habe. Er beriet mich fachlich konkret in wildbiologischen und feldmethodischen Fragen und spornte mich durch sein nie nachlassendes Interesse bei der Arbeit an. Ein tiefer Dank gilt meiner Frau, Annatina Pfister-Janett. Sie unterstützte mich in jeder Beziehung bei der Feldarbeit und während Engpässen in der Auswertung der Daten und der Niederschrift des Manuskripts, welche durch die berufliche Tätigkeit bedingt waren und für die Familie oft eine starke Belastung bedeuteten.

Bei der Feldarbeit im Raume Selzach-Grenchen wurde ich von Studienkollegen unterstützt. Im besonderen danke ich meinem Freund Dr. Reto Rimathé für seine aktive Mitarbeit und zahlreiche anregende Ideen, R. Anderegg für seine wertvolle Hilfe bei Feldarbeit und Literaturbeschaffung, H. Merz und M. Schneider für die Mitarbeit bei den Beobachtungen sowie A. Fiechter für seinen unermüdlichen Einsatz beim Fang und bei der Markierung von Hasen. Aus Jagdkreisen unterstützten mich die Wildhüter Kocher, Hugli, Marti und Schluep sowie der Jagdverwalter des Kt. Solothurn V. Jäggi, der Präsident des Solothurnischen Jagdschutzvereins K. Müller und die Jagdgesellschaft "Inseli" unter dem Präsidenten M. Wullmann.

Der Schweizerischen Vogelwarte Sempach danke ich für die grosszügige Gewährung eines Monats bezahlten Urlaubs, ohne den mir die Zusammenstellung der Resultate und die Niederschrift des Manuskripts angesichts der beruflichen Belastung kaum mehr möglich gewesen wäre. Folgenden Wissenschaftlern bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts dankbar: R. Anderegg, Dr. H.J. Blankenhorn, Dr. B. Bruderer, Dr. R. Furrer, C. Geiger, L. Jenni, Dr. A. Krämer, B. Naef, Dr. D. Turner. Im weiteren danke ich den Sekretärinnen der Schweizerischen Vogelwarte, Frau R. Keller und Frau A. Rächli, für das Tippen der Reinschrift sowie H. Blum für die Reinzeichnung einzelner Graphiken.

Abstract	1
1. Einleitung	3
2. Problemstellung	7
3. Vorgehen	7
4. Methodik und Technik	8
4.1. Das Untersuchungsgebiet	8
4.2. Beobachtungstechnik	9
4.3. Protokolltechnik	10
4.4. Fang und Markierung	11
4.5. Erfassung von Spuren im Schnee	11
4.6. Beschreibung und Beurteilung des Verhaltens	12
4.7. Vorgehen bei der Auswertung und Hinweis auf die Gliederung der Ergebnisse in thematische Blöcke	12
5. Elemente des individuellen Raumverhaltens	14
5.1. Einführung	14
5.2. Datenmaterial und Auswertungsmethodik	19
5.2.1. Datenmaterial	19
5.2.2. Auswertungsmethodik	19
5.3. Resultate	22
5.3.1. Individualdistanzen und Sozialdistanzen	22
5.3.2. Saisonale Unterschiede im individuellen Verteilungsmuster	23
5.3.3. Aktionsradien und Migrationsdistanzen	24
5.3.4. Struktur und Form der Standplatzverteilung im Aktionsraum	26
5.3.5. Soziale Komponenten im individuellen Verteilungsmuster	30
5.4. Diskussion	34
5.5. Zusammenfassung	40
6. Jahreszeitliche Verteilungsmuster einer Feldhasenpopulation	44
6.1. Einleitung	44
6.2. Datenmaterial und Auswertungsmethodik	46
6.2.1. Datenmaterial	46
6.2.2. Auswertungsmethodik	46

Inhaltsverzeichnis (Fortsetzung)	Seite
6.3. Resultate	50
6.3.1. Abgrenzung des Populationsraumes	50
6.3.2. Jahreszeitliche Schwerpunkte im Verteilungsmuster	54
6.3.3. Saisonale Konstanz im Verteilungsmuster	55
6.3.4. Allgemeine Charakterisierung von Verteilungsmusterkomponenten	56
6.3.5. Art und Grösse von Aggregationen im Verteilungsmuster	57
6.3.6. Vergleich der beobachteten saisonalen Verteilungsmuster mit ausgewählten theoretischen Verteilungsmustern	58
6.4. Diskussion	62
6.5. Zusammenfassung	68
7. Komponenten des Verteilungsmusters von Feldhasen im Sommer	70
7.1. Einleitung	70
7.2. Datenmaterial und Auswertungsmethodik	71
7.2.1. Datenmaterial	71
7.2.2. Auswertungsmethodik	71
7.3. Resultate	75
7.3.1. Standortpräferenzen bezüglich Vegetationstypen und Wuchshöhe der Vegetation	75
7.3.2. Standortpräferenzen in Abhängigkeit von der Nachtzeit	76
7.3.3. Das Verhalten der Feldhasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit	78
7.3.4. Vegetationsunabhängige soziale Komponente im Verteilungsmuster	83
7.3.5. Beobachtungshäufigkeit von subadulten Hasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit	86
7.4. Diskussion	87
7.5. Zusammenfassung	90
8. Schlussdiskussion	92
9. Schlussfolgerungen	101
10. Literaturverzeichnis	103
11. Anhang	
a) Abbildungen	
b) Tabellen	

Kurzzusammenfassung

Im Rahmen eines vom Schweizerischen Jagdschutzvereins initiierten Forschungsprogrammes wurde im schweizerischen Mittelland das Raumverhalten einer Feldhasenpopulation untersucht (Lepus europaeus Pallas). Beim Untersuchungsgebiet handelt es sich um ein flaches, unbewaldetes Ackerbauggebiet des Aarevorlandes bei Solothurn. Die Hasen in diesem Gebiet wurden vom März 1973 bis März 1975 mit Hilfe der Methode der Scheinwerfer-Flächentaxation in insgesamt 53 Nächten zu verschiedenen Jahreszeiten gezählt und ihre Standplätze kartiert. 44 Taxationen mit total 3394 Standplatz-Protokollen wurden für die Verteilungsanalysen ausgewählt. Für die Beurteilung des individuellen Raumverhaltens standen die Beobachtungen von 14 der 21 sichtmarkierten Hasen mit min. 1 bis max. 45 Standplatz- und Verhaltensprotokollen zur Verfügung. Der Populationsraum der beobachteten Hasen konnte anhand der Resultate zweier Spurenzählungen im gesamten Untersuchungsgebiet im Januar und Februar 1973 grob bestimmt werden.

Beim individuellen Raumverhalten wurde festgestellt, dass die Form der Häufigkeitsverteilung der beobachteten Individualdistanzen auf eine ausgeprägte, von Sozialpartnern ausgehende Anziehung schliessen lässt. Aufgrund der Beobachtungshäufigkeit sozialer Interaktionen in Abhängigkeit von den Nachbardistanzen liess sich die Sozialdistanz mit max. 25 m definieren. Dies war das Kriterium zur Unterscheidung von sozial und nicht sozial gruppierten Hasen. Im Durchschnitt wurden im Sommer 41 % der Hasen innerhalb von Gruppen beobachtet. Die individuellen maximalen Aktionsraum-Durchmesser waren im Verlauf eines Jahres in 97 % der Fälle nicht grösser als 650 m im Sommer und 1030 m von Januar bis Dezember. Das Areal, in welchem ein Hase den grössten Teil seiner sozialen Kontakte realisierte, hatte maximal einen Durchmesser von 850 m. Im Sommer durchwanderten die Hasen ihren Aktionsraum, indem sie ihre Standplätze sukzessive auf benachbarte Felder verlegten. Bei einzelnen Individuen - hier handelte es sich ausschliesslich um ausgesetzte Importhasen - konnten Migrationsdistanzen bis zu 2400 m festgestellt werden. Für die Population im Untersuchungsgebiet hatten der entlang der nördlichen Grenze verlaufende Bahndamm und die Hauptstrasse eine ausbreitungshemmende Wirkung. Der Populationsraum liess sich aufgrund des beobachteten Verhaltens der Hasen gegenüber solchen Strukturen sinnvoll abgrenzen.

In der vegetationsarmen Zeit verlagerte die untersuchte Population ihren Schwerpunkt in die von der Ueberbauung und den Verkehrswegen am weitesten entfernte Zone. Vom Frühling bis im Herbst wurde eine eher gleichmässige Verteilung der Individuen über den ganzen Raum beobachtet. Die Verteilungsmuster innerhalb der Population erwiesen sich als seasonspezifisch und zeigten während der Fortpflanzungsperiode eine Tendenz zu regelmässiger Anordnung der Hasen-gruppierungen. Die Distanzgradienten in diesen Verteilungsmustern stimmten gut mit den beim individuellen Raumverhalten gefundenen Parametern überein. Im Juli ergab sich eine zeit- und vegetationsunabhängige Verteilungsmusterkomponente. Diese vermutlich übergeordnete, auf regelmässige Verteilung sozialer Gruppen hindeutende Komponente war mit Ausnahme der ersten zwei Nachtstunden die ganze Nacht hindurch mehr oder weniger ausgeprägt feststellbar. Soziale Interaktionen wurden am häufigsten im zweiten Nachtdrittel beobachtet. Subadulte Hasen waren in diesem Zeitabschnitt auffallend selten in Gruppen anzutreffen. Sie zeigten die stärkste Gruppierungstendenz in der Zeit vor Morgengrauen.

Im Sinne von weiterführenden Hypothesen wurden aus der Diskussion der Befunde u.a. folgende Schlüsse gezogen: Die Verteilung der Hasen im Populationsraum wird primär durch das individuelle Raumverhalten bestimmt. Das spezifische Raumverhalten des Hasen kann teilweise durch das Prinzip der Wegoptimierung erklärt werden. Gesamthaft gesehen ergab sich das Bild einer "frei" mobilen Population, die über eine Raumstruktur kommuniziert, welche der solitären wie der sozialen Komponente im Verhalten des Feldhasen Rechnung trägt.

1. Einleitung

Verschiedene Autoren weisen darauf hin, dass Feldhasen sich nicht zufällig im Raum verteilen. PIELOWSKI (1966) und JEZIERSKI (1972, 1973) fanden in polnischen Feldgebieten jahreszeitlich unterschiedliche, geklumpfte Verteilungsmuster. Offensichtlich richtet sich das Verteilungsmuster von Feldhasen allgemein nach Habitatsstrukturen und Ressourcen aus. Ueber die Bedeutung verschiedener Ressourcen wie Nahrung, Deckung und Sozialpartner werden in der Literatur unterschiedlich häufig und zum Teil ungenaue Angaben gemacht. Die meisten Hinweise betreffen den nahrungsökologischen Aspekt und die Landschaftsstruktur.

BRESINSKI & CHLEWSKI (1976) und BRESINSKI (1976) zeigen den gliedernden Einfluss von Feldgehölzen und der landwirtschaftlichen Anbaustrukturen auf. Die Bedeutung von Hecken für den Feldhasen wurde bisher nicht hinreichend geklärt. Sicher bieten sie ihm Deckung, doch konnte bisher keine Beziehung zwischen Heckendichte und Hasendichte gefunden werden. Der Einfluss der landwirtschaftlichen Parzellierung auf das Raumverhalten von Hasen wird einerseits damit erklärt, dass sich der Feldhase unter anderem an den Rändern von Kulturen orientiert (SCHNEIDER, 1979), andererseits - und dies vor allem - mit der ausgeprägten Bevorzugung bestimmter Kulturen als Nahrungsplätze. Nahrungsbiologische Studien ergaben deutliche Präferenzen für bestimmte Nahrungspflanzen sowie saisonale Präferenzunterschiede (BRUELL 1976, STEINECK 1978, HEWSON 1977, HYYTINEN 1974, KRUPKA & DZIEDZIC 1976, ZOERNER 1977).

Eingehendere Untersuchungen der Zusammensetzung der Hasennahrung machen verständlich, dass das saisonale Nahrungsangebot und die Verteilung der Nahrungsquellen das Verteilungsmuster der Hasen massgeblich beeinflussen (u.a. FRYLESTAM 1976, 1980). Besonders klar dürfte das Verteilungsmuster im Hochwinter durch das kanappe Nahrungsangebot bestimmt sein. Bei hoher Schneedecke haben im Gebirge verbuschte Brachen für den Hasen eine Bedeutung (ITTIG & NIEVERGELT 1977), während in flachen Gebieten mit geringem Schneefall eine gesteigerte Präferenz für Kulturpflanzen gegenüber wildgewachsenen Gräsern und Unkräutern festgestellt werden kann (STEINECK 1978).

Aus dem Gesagten geht hervor, dass Feldhasen sich je nach dem Angebot an Nahrung, Deckungen und der Struktur eines Gebietes sehr unterschiedlich im

Raum verteilen können. Ihr Verteilungsmuster verändert sich offenbar auch entsprechend den saisonal wechselnden ökologischen Bedingungen. Es ist nicht anzunehmen, dass eine allfällige soziale Komponente unbeeinflusst von ökologischen Faktoren im Raumverhalten des Feldhasen zum Ausdruck kommt.

Verteilungsmuster spielen allgemein auch im Zusammenhang mit der Fortpflanzung eine Rolle (MURRAY 1967, BROWN & ORIANI 1970). In der Literatur über den Feldhasen fehlt es auch in dieser Beziehung nicht an Hinweisen. Nach PIELOWSKI (1966) und JEZIEWSKI (1972) ändert sich die Aggregations- und die Gruppierungstendenz in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Ein Einfluss sozialer Gruppierungstendenzen ist vor allem in den Monaten hoher Fortpflanzungsaktivität (LINCOLN 1974) zu erwarten. Nach SCHNEIDER (1976, 1979) kommen Einzeltiere auf sogenannten Rammelplätzen zusammen, führen eine "kollektive Balz" aus und paaren sich schliesslich in Zweiergruppen für den Kopulationsakt. Er fand eine meist grössere Zahl von Hasen auf den Rammelplätzen als erwartet. Aufgrund seiner Beobachtungen des sozialen Verhaltens kommt er zum Schluss, dass nicht allein soziale Attraktionen, Vorteile beim Nahrungserwerb oder in der Feindvermeidung u.ä. das Zusammenkommen der Hasen bewirken. Das "Beisammensein" scheine geregelt zu sein und weise auf das Bestehen von hierarchischen Ordnungen hin. Auch LINDLOEF (1978) fand bei Beobachtungen am Futterplatz eine Rangordnung bei freilebenden Hasen. SCHNEIDER (1979) interpretiert die Vergesellschaftung von Hasen als "geschlossenes Sozialsystem", welches nach IMMELMANN (1976) einen Erkennungsmechanismus zur Unterscheidung zwischen Gruppenangehörigen und -fremden erfordert. Er folgert, dass eine Art von "Gruppenterritorialität" bestehe. Diese Hypothese widerspricht der herkömmlichen Meinung, der zufolge der Hase als nicht-territorial und eher solitär lebend gilt (RIECK, o.J.). MERZ (1976) beobachtete wie SCHNEIDER individuell markierte Feldhasen und erhielt keinerlei Hinweise, die SCHNEIDER'S Erklärungsmodell stützen könnten. Nach den Befunden von MERZ zu schliessen, wählen Hasen während der nächtlichen Aktivität primär günstige Nahrungsplätze als Standort. Unter den Standorten von vergleichbarer Nahrungsqualität entscheiden sie sich jedoch bevorzugt für jene, die bereits von mehreren Hasen besetzt sind. Soziale Gruppierungen können somit über die Attraktion bestimmter Aesungsflächen zufällig entstehen, und zwar jede Nacht in beliebiger Zusammensetzung und an anderen Standorten. Die Arbeit von MERZ lässt die Frage offen, ob und in welchem Ausmass sich die offenbar von vorhandenen Gruppierungen ausgehende

soziale Attraktion auf die jede Nacht neu entstehenden Verteilungsmuster der Hasen auswirkt.

Aufgrund der bestehenden Fakten darf man annehmen, dass Feldhasen ihr Verteilungsmuster seasonspezifisch im Hinblick auf das Nahrungs- und Deckungsangebot sowie auf das Angebot an Sozialpartnern optimieren. Isoliert betrachtet würde die von Gruppierungen ausgehende Attraktion zu tendenziell regelmässiger Anordnung von Hasenaggregationen führen, die zufällige Verteilung günstiger Nahrungsplätze andererseits zu zufällig verteilten Aggregationen. Da zur Frage der Verteilungsmusteroptimierung beim Feldhasen keine quantitativen Untersuchungen gemacht wurden, befasst sich die vorliegende Arbeit hauptsächlich mit dieser Problematik.

Die Optimierung der Verteilungsmuster in sozialer und ökologischer Hinsicht ist beim nicht in Gruppen lebenden Feldhasen nur dann zu erwarten, wenn jedes Individuum in der Lage ist, innerhalb seines Aktionsraumes das saisonal wechselnde Nahrungsangebot wie auch das vermutlich ad hoc entstehende Angebot an Sozialkontakten flexibel zu nutzen. Beim einzelnen Hasen sind die Möglichkeiten durch den individuellen Aktionsradius beschränkt. Der Hase ist allgemein als ortsansässig bekannt (RIECK, o.J.). Bei ausgeprägt auf sozialer Attraktion beruhenden Verteilungsmustern müsste sich der durchschnittliche individuelle Aktionsradius somit in den Verteilungsmustern manifestieren. Ueber die Grösse des "home range" beim Feldhasen werden in der Literatur sehr unterschiedliche Angaben gemacht. Wie später im einzelnen ausgeführt wird, basieren die einzelnen Autoren auf verschiedenen Definitionen. Nur in wenigen Fällen wurde zwischen Aktionsdistanzen standorttreuer Hasen und Migrationsdistanzen unterschieden (z.B. PIELOWSKI 1972). ZOERNER (1975) führt aus, dass der Feldhase nicht so ansässig sei, wie gemeinhin angenommen werde. Die Populationen bestünden aus ansässigen und migrierenden Hasen. Migrationsbewegungen würden durch die geschlechtliche Aktivität beeinflusst und ausgelöst durch Änderungen im Nahrungs- und Deckungsangebot sowie durch Bedrohung. Zur Prüfung von Verteilungsmustern galt es deshalb, eindeutige Kriterien zu finden, um den mittleren individuellen Aktionsradius ortsansässiger Hasen bestimmen und gegenüber Migrationsbewegungen abgrenzen zu können.

Es ist anzunehmen, dass eine allfällige Optimierung des Verteilungsmusters nicht nur hinsichtlich der Verteilung ökologischer Ressourcen sondern auch der Möglichkeiten für saisonale Kontakte seasonspezifisch und vermutlich auch von der Dynamik der circadianen Aktivität abhängig ist. Genauere Untersuchungen zu dieser Fragestellung wurden bis anhin nicht durchgeführt.

Die vorliegende Arbeit ist ein integrierender Bestandteil eines Forschungsprogramms, das vom A.S.J.V.*) 1971 in Auftrag gegeben wurde. Die Untersuchungen sollten mögliche Ursachen des aufgrund der Abschlusstatistik vermuteten Feldhasenrückgangs überprüfen. Mit dieser Aufgabe wurden Mitarbeiter der Abteilung Ethologie und Wildforschung der Universität Zürich betraut. Das Gesamtprojekt umfasste verschiedene, thematisch aufeinander abgestimmte Teilprojekte:

- Entwicklung einer Methode zur nächtlichen Beobachtung von Feldhasen im schweizerischen Mittelland mit Hilfe von Halogenscheinwerfern (PFISTER in Vorb.).
- Untersuchungen mittels Radio-Telemetrie betreffend Standortwahl, Aktionsradius und circadianer Aktivität (FIECHTER, 1974).
- Nachtzeitabhängigkeit der Standortwahl von Hasen in Vegetationstypen, deren Wuchshöhe die Beobachtung behindert (SCHNEIDER, unveröffentlicht).
- Definition von sozialen Gruppen (MERZ, unveröffentlicht).
- Ermittlung von Standortpräferenzen anhand von Beobachtungen an individuell markierten Hasen (MERZ, 1976).
- Untersuchungen zur saisonalen Abundanzdynamik (RIMATHE, 1977).
- Untersuchungen zum Verteilungsmuster von Feldhasen in einem ausgewählten Ackerbauggebiet des Mittellandes (PFISTER, vorliegende Arbeit).
- Abundanz und relative Häufigkeit sozial gruppierter Hasen in Abhängigkeit von ausgewählten Areal Faktoren im schweizerischen Mittelland (PFISTER, in Vorb.).

*) Allgemeiner Schweizerischer Jagdschutzverein

2. Problemstellung

Die bisherigen Erkenntnisse über das Raumverhalten des Feldhasen lassen den Schluss zu, dass sowohl die in einem Populationsraum vorhandenen Ressourcen wie auch das Sozialverhalten das Verteilungsmuster der Hasen bestimmen. Es darf auch angenommen werden, dass Art und Grösse dieser Einflüsse von der Jahres- und Tageszeit abhängig sind. Als grobes Mass für die Ausprägung ökologischer Einflüsse im Raumverhalten des Hasen kann die Tendenz zu unregelmässig geklumpten, für die Ausprägung sozialer Einflüsse die Tendenz gruppierter Hasen zu regelmässigen Verteilungsmustern erachtet werden.

Das Ziel meiner Arbeit war es, zu prüfen, wieweit und zu welchen Tages- und Jahreszeiten die Ausprägung von Aggregationen bzw. regelmässigen Mustern feststellbar sind, und ob sich ökologische und soziale Einflüsse teilweise überlagern.

Ausgehend vom vorhandenen Wissen ergaben sich folgende Arbeitshypothesen:

- In der nächtlichen circadianen Phase bevorzugen Hasen bestimmte Kulturen als Nahrungsplätze.
- Die Präferenz für bestimmte Kulturen bewirkt ein nicht zufälliges, geklump-tes Verteilungsmuster der Hasen.
- Die Tendenz zur Bildung von geklumpten Verteilungsmustern ist saisonal unterschiedlich ausgeprägt.
- In den Verteilungsmustern aktiver Hasen sind unter den erwähnten Vorausset-zungen neben ökologischen auch soziale Einflüsse feststellbar. Letztere äussern sich saisonal und tageszeitlich in einer Tendenz zu regelmässiger Anordnung eng gruppierter Hasen.
- Die durchschnittlichen Aktionsradien der Individuen einer räumlich abgrenz-baren Hasenpopukation drücken sich quantitativ in den Distanzgradienten im Verteilungsmuster von Hasen aus.

3. Vorgehen

Für die Prüfung der Arbeitshypothesen wählte ich aus dem untersuchten Raum von rund 600 km² Fläche ein topographisch homogenes, grösseres Gebiet mit einem überdurchschnittlichen Feldhasenbestand aus, das die folgenden Voraus-setzungen erfüllte:

- Das Ressourcen-Angebot des Gebietes ist mehr oder weniger zufällig über den ganzen Raum verteilt und heterogen.
- Das untersuchte Gebiet lässt sich als Populationsraum definieren.
- Das ganze Gebiet konnte mit mehr oder weniger gleichbleibender Methodik über einen längeren Zeitraum flächendeckend und verlässlich bearbeitet werden.
- Es konnte erwartet werden, dass sich genügend Datenmaterial ergab, um die Verteilungsmuster während den Aktivitätsphasen der circadianen Periodik und im Jahresverlauf verlässlich beurteilen zu können.

Für meine Zwecke schien mir das Gebiet der Selzacherwiti am besten geeignet. Da Vegetationskartierungen nur für die Sommermonate zur Verfügung standen, beschränkte ich die detaillierte Auswertung der Verteilungsmuster auf das Beobachtungsmaterial dieses Zeitabschnittes. Für die Ermittlung der individuellen Aktionsradien dienten mir Beobachtungen an individuell gekennzeichneten Hasen.

4. Methodik und Technik

4.1. Das Untersuchungsgebiet

Für die Auswertung diente mir das Beobachtungsmaterial aus der "Selzacherwiti", einem flachen Gebiet im solothurnischen Mittelland (Abb. 1). Das Gebiet ist dank seinem relativ dichten Wegnetz ohne Schwierigkeiten befahrbar und wies zur Zeit der Beobachtungen in den Jahren 1972-75 einen überdurchschnittlich hohen Feldhasenbestand auf. Das Gebiet diente während der Dauer des gesamten Hasenprojektes als Untersuchungsgebiet für Intensiv-Studien (FIECHTER 1974, MERZ 1976, RIMATHE 1977).

Die Selzacherwiti ist ein Teil des meliorierten Aarevorlandes westlich von Solothurn. Sie wird im Osten und Süden durch den Aare-Fluss begrenzt, im Westen durch das Dorf Altreu und im Norden durch die Eisenbahnlinie und die Hauptverkehrsstrasse Solothurn-Biel, hinter welcher das Gelände in nördlicher Richtung gegen den Jura ansteigt. Die Selzacherwiti hat eine Fläche von 331 ha. Die mittlere Meereshöhe beträgt 426 m. Innerhalb des Gebietes sind die Höhenunterschiede nicht grösser als 15 m.

Die ganze Fläche der Selzacherwiti wird intensiv landwirtschaftlich genutzt. Im Mai - Juni 1973 ergab die Kulturenkartierung folgende Zusammensetzung: Getreide 51,9 %, Raps/Rüpe 2,9 %, Mais 6,0 %, Wiesen 25,8 % (davon etwa ein Viertel mit Klee), Rüben 11,3 %, Kartoffeln 1,8 % und Feldgemüse 0,3 %. Nur etwa 6 a sind von Gebüschzonen und 43 a von Wald und Gehölzen bedeckt. Als einzige bewohnte Häuser finden sich 2 Bauernhöfe im östlichen Teil.

1973-75 schätzte ich den Frühjahresbestand auf 25-30 Hasen/100 ha, die Herbst-dichte vor der Jagd auf 40-60 Hasen/100 ha.

4.2. Beobachtungsmethodik

Ueber die Technik des Einsatzes von Scheinwerfern für die nächtliche Beobachtung bzw. über die Methodik der Scheinwerfer-Streifentaxation und -Flächentaxation wird in PFISTER (in Vorb.) ausführlich berichtet. Für die verlässliche Erfassung von Verteilungsmustern beim Hasen eignet sich nur die Scheinwerfer-Flächentaxation. Bei dieser Beobachtungs- und Zählmethode werden nachts mit einem Fahrzeug im Schrittempo zuvor rekognoszierte Routen abgefahren und die Geländestreifen links und rechts davon mit Scheinwerfern abgeleuchtet. Verwendet wurden 60-Watt-Autohalogenscheinwerfer, die mit speziellen Handgriffen versehen waren und mit einem Kabel an die 12-V-Batterie des Fahrzeuges angeschlossen werden konnten. Für den grössten Teil der Beobachtungsfahrten benutzte ich einen vom Armeefahrzeugpark zur Verfügung gestellten Kaiser-Jeep. Die erwähnten Scheinwerfer haben eine praktische Einsatzdistanz von etwa 250 m. Der dadurch beschränkten Beobachtungsdistanz wird bei der Scheinwerfer-Flächentaxation Rechnung getragen, indem die Fahrroute so gewählt wird, dass die benachbarten Taxationsstreifen lückenlos aneinander grenzen. Die meisten für die nachfolgenden Auswertungen benutzten Taxationsresultate wurden mit dieser Methode gewonnen. Dass mit der Flächentaxation die Verteilungsmuster der Hasen relativ verlässlich erfasst werden können, zeigt die hohe Wiederbeobachtungsrate bei markierten Hasen von durchschnittlich 90 % (MERZ 1976) im Gebiet der Selzacherwiti.

Die Doppelbeobachtungsrate pro Taxation betrug nach MERZ bei markierten Tieren 7,6 %. Bei nichtmarkierten Tieren wurde jede Beobachtung anhand der bereits gemachten Karteneinträge überprüft. Beobachtete ich einen Hasen innerhalb eines vorgängig teilweise eingesehenen Taxationsabschnittes von 200 m Länge

und Breite, so zählte ich ihn nur als Neue Beobachtung, wenn alle vorher beobachteten Hasen noch vorhanden waren.

4.3. Protokolltechnik

Als Unterlage benutzte ich in der Regel Karten der Eidgenössischen Landestopographie (LK 1:25'000, Bl. 1126 und 1127), auf denen ich die Fahrroute und mit verschiedenen Signaturen die Standplätze der beobachteten Tierarten eintrug. Zu jeder Beobachtung wurde notiert: Beobachtungszeit, Beobachtungsdistanz, stichwortartige Charakterisierung des Verhaltens, Stand des Kilometerzählers. Um die Standplätze örtlich möglichst genau bestimmen zu können, verwendete ich einen Ralley-Kilometerzähler mit Skaleneinheiten von 10 m. Beim Protokollieren wurde auf Doppelzählungen geachtet und jeweils ein entsprechender Vermerk gemacht. (s. 4.1.).

Für Intensiv-Studien im Sommer 1973 erstellte ich als Beobachtungsunterlage eine Kulturenkarte im Massstab 1:5'000. Die Felder in der Selzacherwiti wurden mit einem Wild®-Kleintelemeter vermessen und mit Angabe der Kulturart und einem Schätzwert für die Sichtbehinderung durch die Vegetation auf Katasterpläne eingetragen. In den folgenden Jahren wurde die Kulturenkarte anhand von Luftaufnahmen der Swissair, Zürich, hergestellt (Abb. 2).

Die vegetationsbedingte Sichtbehinderung wurde nicht nur auf der Kulturenkarte bei jedem Feld vermerkt, sondern auch im Protokoll jeweils für jeden beobachteten Hasen-Standplatz als Schätzwert notiert. Die Schätzung stützte sich qualitativ auf optische Eindrücke bei nächtlichen Hasenbeobachtungen. Bei der Einschätzung des Sichtbehinderungsgrades auf einem Feld wurde gefühlmässig beurteilt, wie gut ein Hase in der betreffenden Vegetation sichtbar wäre. Die Werteskala variiert von 0.0 (= keine Sichtbehinderung) bis 3.0 (= vollständige Sichtbehinderung). Bei dieser Beurteilung wurde auch das unterschiedliche Verhalten des Tieres berücksichtigt (Abb. 3). Bei der methodenkritischen Überprüfung des Aussagewertes dieser Sichtbehinderungsschätzungen (SB) fand ich eine signifikante Übereinstimmung der SB-Schätzwerte mit Messwerten der Wuchshöhe der Vegetation (PFISTER in Vorb.). Die Verlässlichkeit wird erhöht, wenn bei Auswertungen die Schätzwerte in grobe Klassen zusammengefasst werden: 0.00 bis 0.40, 0.41 bis 0.80, 0.81 bis 1.60 und 1.61 bis 3.00. Mit dieser Klasseneinteilung erreichte ich eine Übereinstimmung von 78 % zwischen Schätz- und Messwerten.

4.4. Fang und Markierung

Im März 1973 wurde in der Selzacherwiti eine Fangaktion durchgeführt. Für den Einfang stellte die Eidgenössische Militärverwaltung kostenlos 250 ausgediente Haubitze-Tarnnetze zur Verfügung. Die Tarnnetze hatten eine Grösse von 10 x 10 Metern und eine Maschenweite von 6 cm. Die Netze wurden an 90 cm hohen Holzpfehlen aufgehängt und zu lückenlosen Fangbahnen aneinander gereiht. Da sich die Tarnnetze per se für den Einfang von Hasen wenig eigneten, wurde die Fängigkeit durch Netztaschen erhöht. Solche Taschen entstanden, wenn man den überschüssigen unteren Teil der Netze über eine Schnur legte, die in 30 cm Höhe von einem Pfahl zum anderen gespannt wurde. Die so vorbereitete Fangbahn wurde im Winkel zum Aarelauf im südöstlichen Teil der Selzacherwiti aufgestellt und ihr Ende am Aareufer verankert. Auf diese Weise entstand ein nur auf einer Seite offener, trichterförmiger Fangraum, gegen welchen Feldhasen aus weiten Teilen des offenen Feldes mit Hilfe von Treibern gejagt wurden. Die sich ins Netz verwickelnden Hasen wurden von verschiedenen Fängern aus den Taschen oder Maschen herausgelöst, mit Ohrmarken oder Radiosendern versehen und wieder freigelassen.

Mit dieser Methode konnten innerhalb von 3 Stunden 8 Hasen gefangen werden. Auf die Geschlechtsbestimmung wurde verzichtet, da bei vorgängigen Einfängen Tod durch Stress aufgetreten war. Eine willkommene Gelegenheit zur Vergrösserung der Markiertenzahl bot sich im Dezember 1973, als die ansässige Jagdgesellschaft "Inseli" nach der letzten Treibjagd im Zentrum der Selzacherwiti 18 Importhasen (unbekannter Herkunft) aussetzte, und zwar 9 Häsinnen und 9 Rammler. Für die Markierung wurden Rototag[®]-Ohrmarken verwendet, die wie auch die Senderhalsbänder mit verschiedenfarbigen Scotchlitefolie-Streifen überzogen waren, welche bei Nacht im Scheinwerferlicht aufleuchteten und eine individuelle Unterscheidung ermöglichten.

4.5. Erfassung von Spuren im Schnee

Für die quantitative Erfassung der Verteilung von Hasenspuren im schneebedeckten Gelände schritt ich auf der Karte 1:25'000 vorbestimmte Linien ab, zählte die gemachten Schritte und notierte jene Schritte, die eine Hasenspur kreuzten. Die Schrittzahl rechnete ich anhand der nach Karte zurückgelegten Distanzen in Meter um und konnte so die Spurenhäufigkeit pro Distanzinterwall

errechnen. Da die Schrittlänge je nach Gelände variiert, wählte ich eine Schrittlänge von etwa 70 cm und korrigierte während des Abschreitens der Taxationslinien geländebedingt zu kurze und zu lange Schritte durch kleine Zusatzschritte. Ein aufschlussreiches Mass für die Geschwindigkeit der Fortbewegung ist unter anderem die Schrittlänge des Hasen. Ich definierte dieses Mass als Abstand zwischen den am weitesten entfernten Punkten eines Schrittbildes, da dieses mit der Schrittlänge (= Entfernung vom hinteren Rand eines Schrittbildes zum hinteren Rand des nächstfolgenden) korreliert ist ($r = 0.992$; $p < 0.001$), und zudem schneller messbar ist als die Schrittlänge. Die Schrittbild-Länge eines stehenden bzw. sitzenden Hasen beträgt ungefähr 30 cm, diejenige eines hoppelnden bis zu 65 cm und eines flüchtenden Hasen bis zu 130 cm (in einzelnen Fällen sogar noch mehr).

4.6. Beschreibung und Beurteilung des Verhaltens

Im Verlaufe der Beobachtungen entstand ein Ethogramm, dass alle mit der Scheinwerfer-Beobachtungsmethodik unterscheidbaren Verhaltenselemente bzw. Verhaltensmuster enthält (Tab. 1a). Das Verhalten wurde bei allen Taxationen mindestens in wesentlichen Teilen stichwortartig protokolliert. Die beschränkte Sicht wie auch die wahrscheinlich störenden, durch die Beobachtungstechnik und -methodik bedingten Einflüsse zwingen zur vorsichtigen Interpretation der Verhaltensbeobachtungen und erklären auch, weshalb das erarbeitete Feldethogramm im Vergleich zu SCHNEIDER's (1973) Katalog von Verhaltenselementen relativ viele Lücken aufweist. Verhaltensbeobachtungen, die im Rahmen von Scheinwerfer-Taxationen gemacht werden, eignen sich nur bedingt für die Bearbeitung von ethologischen Fragestellungen. Ich benutzte meine Verhaltensprotokolle vor allem für die Definition von Gruppen und die Beschreibung von Verhaltensmusteränderungen im Verlauf der circadianen Aktivität. Als Mass für die soziale Aktivität verwendete ich in der Regel die Häufigkeit von gruppierten Hasen, für die Beurteilung sozialer Verteilungsmuster die räumliche Anordnung von Gruppen.

4.7. Vorgehen bei der Auswertung

Bei der Bearbeitung der einzelnen Fragestellungen wurden wahlweise Teile aus dem gesamten Beobachtungsmaterial der Selzacherwiti benutzt. Die Auswertungen

erfolgten monofaktoriell, die Berechnungen mittels eines mit Statistik-Modul ausgerüsteten Elektronenrechners (Texas Instruments TI 59®). In den folgenden Abschnitten werden jeweils Art und Umfang des verwendeten Datenmaterials, die Auswertungsmethodik und die Resultate beschrieben. Die Befunde werden der Uebersichtlichkeit halber am Schluss der einzelnen Abschnitte diskutiert und zusammengefasst. Eine Gesamtdiskussion folgt in Kap. 8.

Die Abschnitte sind thematisch geordnet. Zur Erleichterung des Verständnisses wird für jeden Themenblock eine Einführung gegeben, welche die Voraussetzungen skizziert und die spezifischen Fragestellungen umreisst. Die einzelnen Themen sind durch die folgenden Titel gekennzeichnet:

- a) Elemente des individuellen Raumverhaltens von Feldhasen
- b) Jahreszeitliche Verteilungsmuster einer Feldhasenpopulation
- c) Komponenten des Verteilungsmusters von Feldhasen im Sommer

Die Themen folgen einem bestimmten Plan zur Erhellung der Raumstruktur des Feldhasens. Im Abschnitt a geht es darum, quantitativ die wichtigsten Kenngrössen des individuellen Raumverhaltens im Hinblick auf die Beurteilung der räumlichen Verteilung der Population zu erfassen. Im Abschnitt b wird zuerst versucht, den Populationsraum der Selzacherwiti-Hasen sinnvoll abzugrenzen. In der Folge werden verschiedene, auf den Parametern des individuellen Raumverhaltens basierende Modellannahmen mit dem beobachteten Verteilungsmuster innerhalb der Population verglichen. Im Abschnitt c wird schliesslich das Verteilungsmuster in Abhängigkeit von der Nachtzeit untersucht.

5. Elemente des individuellen Raumverhaltens

5.1. Einführung, Definitionen

Ich ging davon aus, dass das Verteilungsmuster von Feldhasen in ihren Lebensräumen wesentlich durch das charakteristische individuelle Raumverhalten geprägt wird. Folgende quantifizierbare Parameter schienen mir für die Charakterisierung des individuellen Raumverhaltens geeignet: Grösse des durchschnittlich von einem Hasen über längere Zeit frequentierten Gebietes, Dislokationsdistanzen in Abhängigkeit von der Zeit und der Vegetation, Distanz zu anderen Individuen, Distanz zu Sozialpartnern, jahreszeitliche Einflüsse auf die erwähnten Parameter. Ich suchte zunächst in der Literatur nach Anhaltspunkten, um die einzelnen Parameter definieren zu können:

Der Feldhase wird als standorttreue Art bezeichnet. Das von einem Individuum genutzte Areal ist begrenzt. Ich verwende für das Areal mit einem maximalen Durchmesser von 1200 m (s. später), in welchem ein ansässiger Hase sich hauptsächlich aufhält, den Begriff Aktionsraum. In der Literatur werden über die Grösse des durchschnittlichen oder maximalen Aktionsraumes des Feldhasen zum Teil divergierende Angaben gemacht, die auf Unterschiede in der Definition zurückzuführen sind. Die Uneinheitlichkeit in den Definitionskriterien äussert sich auch in der Vielfalt von Bezeichnungen, wie die folgenden Zitate zeigen: Aufgrund langjähriger Beobachtungen wird der "Wohnraum" eines Hasen von RIECK (1953) auf etwa 500 ha und von NUESSEIN (1977) auf 200 ha geschätzt. PIELOWSKI (1972) gibt als Schätzwert für die "home-range"-Grösse im Verlauf von mehreren Jahren 330 ha an. Die Grösse eines "Jahresbezirks" beträgt nach NUESSEIN (1977) etwa 70 ha, nach SCHNEIDER (1979) 16 - 38 ha, nach BROECKHUISEN & MAASKAMP (1982) 29 ha und nach PIELOWSKI (1972) 20 ha. Für die Unterschiede in den Schätzwerten kann es mehrere Gründe geben, die wir eingehender betrachten wollen.

Offenbar werden von den einzelnen Autoren Migrationsbewegungen nicht in gleicher Weise berücksichtigt. Untersuchungen an standortfremden ausgesetzten Hasen geben einen Begriff vom Migrationsvermögen des Feldhasen. Nach JEZIERSKI (1967) sollen in 4 Fällen ausgesetzte Hasen über Distanzen zwischen 230 und 460 km ins Ursprungsgebiet zurückgekehrt sein. HOGLUND (1957) berichtet von einem Hasen, der nach dem Aussetzen 200 km zurückgelegt hat.

Gewiss können diese Angaben für Hasen im Schweizerischen Mittelland nicht als repräsentativ erachtet werden, doch stellte sich allgemein die Frage, wie Migrationsbewegungen von Standortwechseln ansässiger Individuen unterschieden werden können. Ich bezeichne die Luftliniendistanz zwischen zwei aufeinanderfolgend beobachteten Standplätzen (i und $i+1$) eines Hasen als Dislokationsdistanz. Die Dislokationsdistanz kann sich auf einen je nach der Frage gewählten Zeitraum beziehen. Im weiteren unterscheide ich bei den Dislokationsdistanzen zwischen Aktionsdistanzen (= Distanzen, welche innerhalb eines Aktionsraumes ermittelt werden) und Migrationsdistanzen (= Distanzen, welche über den Aktionsraum hinausführen). Praktisch kann die Abgrenzung zwischen Aktions- und Migrationsdistanzen nur aufgrund einer genügend grossen Zahl von Beobachtungen vorgenommen werden. In den individuellen Verteilungsmustern müssten die beobachteten Standplätze migrierender Hasen deutlich vom Standplatzmuster der betreffenden Individuen abgesetzt sein, welche in über längere Zeit frequentierten Gebieten entstehen. Es ist zu erwarten, dass die Standplätze migrierender Hasen nur vereinzelt beobachtet werden, da der Hase sich entweder vom früheren Aktionsraum in einen neuen Aktionsraum verschiebt, oder aber nach kurzer Zeit wieder in den alten zurückkehrt. Die von HEWSON & TAYLOR (1968) und DOUGLAS (1970) beobachteten Dislokationsdistanzen von bis zu 3 km bei markierten Hasen, die am Fangort wieder freigelassen wurden, sind in dieser Beziehung schwer interpretierbar. Hingegen vermittelt PIELOWSKI (1972) konkrete Hinweise für die Abgrenzung von Migrationsdistanzen. Er beobachtete innerhalb von 3 Jahren Dislokationen bis zu 14 km. Aus der Sasse aufgeschreckte Hasen legten Fluchtwege bis zu 2,5 km, in 80 % der Fälle aber nur maximal 1 km zurück. Er erkannte, dass die Fluchtwege in der Regel bogenförmig verlaufen und leitete daraus ab, dass der Hase in der Regel nur bis zur Grenze seines Aktionsraumes flüchtet und wieder in sein Gebiet zurückkehrt. Er errechnete die mittlere Grösse der Aktionsräume aus der durchschnittlich beobachteten Fluchtdistanz von 1090 m und erhielt dadurch einen Schätzwert von etwa 350 ha. Dislokationsdistanzen ab 1,8 km erachtete er als eindeutige Migrationsdistanzen. Nach seinen Beobachtungen ist die Grösse des Aktionsraumes wie auch die Migrationstendenz abhängig von der Populationsdichte, aber auch vom Grad der Beunruhigung in einem Gebiet.

Eine weitere Schwierigkeit bei der Bestimmung der Grösse individueller Aktionsräume ist dadurch gegeben, dass das vom Individuum frequentierte Gebiet

eine sehr unterschiedliche und zum Teil schwer definierbare Form aufweisen kann. Nur in den seltensten Fällen lassen sich die beobachteten individuellen Standplatzmuster mit einer kreisförmigen Fläche umschreiben. In der Regel sind sie länglich und haben unregelmässig verlaufende Ränder, welche oft entlang der Grenzen von landwirtschaftlichen Kulturen verlaufen (SCHNEIDER, 1976). Als grobes Mass für die maximale Ausdehnung von Aktionsräumen benutzte ich deren maximalen Durchmesser (= maximale Aktionsdistanz). Der Durchmesser ist als Mass für die Fläche eines Aktionsraumes nicht zuverlässig genug, weil die Fläche bei langgezogenen Aktionsräumen im Vergleich zu annähernd runden stark überschätzt wird. Für die Verteilungsmusteranalyse verwendete ich deshalb ein anderes Mass, welche dem Verteilungsmuster der individuellen Standplätze gerechter wird, sofern eine grössere Zahl von Beobachtungen vorliegt. Dieses Mass, im folgenden Aktionsradius genannt, kann aus der Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen allen individuellen Standplätzen [= $n \cdot (n-1)$ Distanzen] abgeleitet werden. Dadurch, dass sich Hasen an bestimmten Plätzen in ihrem Aktionsraum relativ häufig aufhalten, sind kürzere Abstände im individuellen Verteilungsmuster entsprechend häufig. Die Häufigkeit grosser Abstände ist geringer, wenn die Standplätze nicht zufällig oder regelmässig im Aktionsraum verteilt sind. Die Häufigkeiten sind im Bereich der maximalen Aktionsdistanz praktisch Null. Die Häufigkeitsverteilung wird durch einzelne extreme Distanzen in einer mathematisch nicht definierbaren Weise verlängert. Solche beispielsweise auf Migration beruhende Extremwerte lassen sich von den Aktionsdistanzen abgrenzen, indem als Grenzkriterium die Distanz gewählt wird, bei der die Häufigkeit mathematisch berechenbar den Wert Null erreichen müsste. Mit diesem Vorgehen wird die maximale Aktionsdistanz aufgrund des grössten Teils der Standplätze (z.B. 95 %) geschätzt, und die mit grosser Wahrscheinlichkeit nicht zum Aktionsraum gehörigen Dislokationsdistanzen werden eliminiert. Die auf diese Weise bestimmte maximale Aktionsdistanz eines Individuums teilte ich durch zwei und erhielt so den Aktionsradius für ein bestimmtes Individuum. Aus den verschiedenen individuellen Aktionsradien errechnete ich den durchschnittlichen Aktionsradius, der als Kriterium bei der Analyse von Verteilungsmustern der unmarkierten Hasen in einer Population verwendet wurde.

Um die Verteilungsmuster im Hinblick auf eine allfällige soziale Komponente untersuchen zu können, benötigte ich ein distanzmässiges Kriterium zur Bestimmung sozial (statt durch Nahrungsklumpungen) gruppierter Individuen. Soziale Gruppen sind ein wesentliches

Merkmal raum-zeitlicher Verteilungsmuster innerhalb von Populationen. In Anlehnung an HEDIGER (1961) unterscheide ich zwischen Individualdistanzen und Sozialdistanzen. Als Individualdistanzen definiere ich alle Luftlinien-Distanzen von einem Hasen zum jeweils nächsten zum gleichen Zeitpunkt beobachteten Individuum ("nearest neighbour distances"); Individualdistanzen zwischen Hasen, die miteinander sozial interagieren, bezeichne ich als Sozialdistanzen. Als allgemein für Hasen gültiger Begriff bedeutet "Sozialdistanz" die maximale Individualdistanz, bei der eine Annäherung zwischen zwei Individuen mit darauf folgenden sozialen Interaktionen noch wahrscheinlich ist. Hasen, die sich innerhalb der so definierten Sozialdistanz befinden, sind somit potentiell sozial gruppiert und können als Gruppe bezeichnet werden. Ueber die Grösse der Sozialdistanz finden sich Hinweise bei PIELOWSKI (1966), JEZIEWSKI (1968) und RAJSKA (1968). Nach PIELOWSKI sind Individuen, die sich gleichzeitig auf einer Fläche von 2 ha befinden, als Gruppe zu betrachten. Er geht von der Annahme aus, dass Hasen in einer derart definierten Gruppe untereinander Hör-, Geruch- oder Sehkontakt haben und dadurch ihre gegenseitige Annäherung nicht zufällig ist. Da PIELOWSKI seine Gruppendefinition aufgrund von Beobachtungen bei Tag erhielt und das soziale Verhalten wenig differenziert betrachtete, untersuchte MERZ (unveröffentlicht) im Rahmen des Gesamtprojektes die Häufigkeit sozialer Interaktionen in Abhängigkeit von den Individualdistanzen während der nächtlichen Aktivitätsphase der Hasen im Juli 1973 in der Selzacherwiti. Für die Verhaltensprotokolle benutze er das von mir erarbeitete Ethogramm, teilte das Sozialverhalten in drei Intensitätsstufen (Tab. 1 b) ein und prüfte dann, bis zu welchem Abstand zwischen zwei Hasen soziale Interaktionen von bestimmter Intensität beobachtet werden. Aufgrund seiner Befunde war es ihm möglich, die räumliche Grösse von Gruppen mit wahrscheinlich sozialem Charakter zu definieren. Die von ihm geschätzten Gruppendurchmesser (Tab. 2) wurden von allen Mitarbeitern im Gesamtprojekt übernommen. Die extensivste Definition von MERZ (Tendenzgruppen) ergibt einen Gruppendurchmesser von rund 70 m, also einen viermal kleineren Wert als bei PIELOWSKI. Eines der Ziele dieser Arbeit ist die Ueberprüfung der distanzmässigen Kriterien von MERZ, da diese für die Verteilungsmusteranalyse wie auch für die Beurteilung des individuellen Raumverhaltens eine zentrale Bedeutung haben. Dies deshalb, weil bei der Beurteilung, ob Hasen gruppiert sind, nicht auf das beobachtete Verhalten abgestellt werden kann. Das Verhalten der Hasen wird nämlich wesentlich durch

die mit der Beobachtungstechnik verbundene Störung beeinflusst (PFISTER in Vorb.), während das Verteilungsmuster sich durch die Beobachtung wenig verändert. Die Sozialdistanz hat den grossen Vorzug, dass sie als Indikator für die Wahrscheinlichkeit des Auftretens sozialer Interaktionen (vgl. CARPENTER, 1964) zur Beurteilung aller beobachteten Hasen-Standplätze verwendet werden kann.

Meine Untersuchung über das individuelle Raumverhalten von Hasen hatte zum Ziel, einzelne Elemente zu quantifizieren und auf ihre Bedeutung für die Bildung bestimmter Verteilungsmuster der Hasen innerhalb einer Population zu prüfen. Im besonderen interessierte mich die Frage, ob die anderenorts gemachten Feststellungen auch für die Verhältnisse im Schweizerischen Mittelland zutreffen, das sich bezüglich Hasendichte und Habitatstruktur wahrscheinlich beträchtlich von ausländischen Untersuchungsgebieten unterscheidet. Vor allem aber benötigte ich eigene, eindeutig definierte Werte, um Zusammenhänge zwischen den Parametern des individuellen Raumverhaltens, so insbesondere dem mittleren Aktionsradius, und den Verteilungsmustern lokaler Populationen untersuchen zu können. Im weiteren interessierte mich das Verhalten von Feldhasen innerhalb der Aktionsräume, die räumliche Beziehung zu anderen Individuen und allfällige alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede im individuellen Raumverhalten in Abhängigkeit von der Jahreszeit und dem Ressourcenangebot.

5.2. Datenmaterial und Auswertungsmethodik

5.2.1. Datenmaterial

Das Beobachtungsmaterial umfasst rund 1000 Standplatz-Protokolle von unmarkierten Feldhasen im Sommer 1973 für die Bestimmung von Individualdistanzen sowie Beobachtungen von 17 der 21 markierten Individuen aus 23-53 Flächen-taxationen der Jahre 1973-1975. Die Beobachtungsdauer für markierte Hasen lag zwischen 5-25 Monaten (= 10-63 Beobachtungen/Individuum). Die markierten Tiere, an denen auch die individuellen Aktionsradien ermittelt wurden, setzten sich aus 10 ansässigen und 5 importierten Hasen zusammen. All diese Hasen - darunter 7 Rammler, 4 Häsinnen und 4 Individuen unbekannten Geschlechts - waren mit verschiedenfarbigen Ohrmarken gekennzeichnet, 4 Individuen zusätzlich mit Halsbandsendern. Sechs markierte Hasen wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt, weil wenig Beobachtungen vorlagen oder der Beobachtungszeitraum zu kurz war.

5.2.2. Auswertungsmethodik

Individualdistanzen

Die Individualdistanzen zwischen gleichzeitig beobachteten Hasen wurden auf den Protokollkarten ausgemessen, die bei enggruppierten Hasen in der Regel während der Beobachtung direkt geschätzten Distanzen den Protokollnotizen entnommen. Verlässlichkeitstests beim Distanzenschätzen im Feld ergaben in 80 % der Fälle eine Übereinstimmung von ± 15 Metern zwischen Schätzwerten und den zwischen 0 - 240 m mit einem Wild-Kleintelemeter[®] gemessenen Distanzen. Die Fehlerhäufigkeit war bis 60 m gering, zwischen 60 und 140 m grösser, aber ohne Trend, und stieg bei höheren Distanzen leicht an. Daraus ergibt sich ein durchschnittliches Mass für die Ungenauigkeit der Protokolleinträge. Bei der Auswertung wurde diesem Fehler durch eine Einteilung der beobachteten Individualdistanzen in 20-Meter-Klassen Rechnung getragen und dadurch ein Teil der durch die Schätzfehler bedingten Variabilität in der Häufigkeitsverteilung eliminiert.

Zur Beschreibung der Häufigkeitsverteilung der Individualdistanzen verwendete ich die Formel von KUMMER (1974). KUMMER fand, dass sich die Häufigkeitsverteilung der Individualdistanzen bei bestimmten Affenarten durch die Häufigkeitsfunktion

$$y = N \cdot \bar{a} \cdot e^{-\bar{a}x}$$

beschreiben lässt (N = Anzahl beobachteter Fälle; $\bar{a}$ = Attraktionswert; x = Individualdistanz). Die Gleichung berücksichtigt die von gleichgeschlechtlichen bzw. ungleichgeschlechtlichen Sozialpartnern ausgehende Attraktion einer Art. Die von KUMMER gewählte Definition der Attraktion bezieht sich auf die Wahrscheinlichkeit, dass ein Paar an der Grenze zwischen zwei Individualdistanzklassen beim nächsten Standortwechsel sich eher für die tiefere als für die höhere Distanzklasse entscheidet. Der Attraktionswert wird anhand der beobachteten Häufigkeitsverteilung geschätzt, indem für die aufeinanderfolgenden Distanzklassen der Quotient aus der tieferen und der nächstfolgenden höheren Distanzklassenhäufigkeit gebildet und der Durchschnitt aus den ermittelten Werten berechnet wird:

$$\bar{a} = \text{natürlicher Logarithmus des mittleren Quotienten } \frac{f(x_i)}{f(x_{i+1})}$$

Ein positiver Wert $\bar{a}$ weist auf Anziehung, ein negativer auf Abstossung hin. Die beschriebene Häufigkeitsfunktion basiert auf der Annahme, dass die Attraktion im gesamten aktuellen Distanzbereich gleich ist.

Zur Definition der Sozialdistanzen (soziale Gruppen; Tendenzgruppen) verwendete ich die Kriterien von MERZ (unveröffentlicht), seine Abgrenzung von Intensitätsrufen beim sozialen Verhalten (Tab. 1b) sowie mein Ethogramm (Tab. 1a).

Dislokationsdistanzen und Aktionsradien

Die Dislokationsdistanzen ermittelte ich, indem ich die kürzesten Abstände zwischen den in aufeinanderfolgenden Taxationen beobachteten Standplätze eines jeden Hasen auf den Kartenprotokollen ausmass. Die Häufigkeitsverteilung aller Distanzen zwischen den protokollierten Standplätzen pro Individuum erarbeitete ich anhand der auf den Protokollen gemessenen Verbindungsgeraden von jedem Standplatz zu jedem anderen. Zur raschen Erfassung dieser Werte dienten mir Kreisrasterfolien mit Rasterabständen entsprechend den Effektiv-Distanzen von 20 bzw. 100 Metern (s.a. PFISTER, 1969). Bei der Bestimmung von Aktionsradien liess ich Aussenseiter-Werte, die eine Migrationsbewegung vermuten liessen, unberücksichtigt. So bei den Verteilungsmustern der Häsin "Linksrot" und des

Rammlers "Sender-Weiss" (Tab. 4), welche beide deutlich getrennte Standplatzkonzentrationen innerhalb ihrer Aktionsräume aufwiesen. Hier beschränkte ich mich auf die Standplätze der bedeutenderen Konzentration. Als Mass für die maximalen Aktionsraumdurchmesser benutzte ich provisorisch die Verbindungsgerade zwischen den am weitesten auseinanderliegenden Standplätzen im Verteilungsmuster jedes markierten Hasen. Ich bestimmte ihn getrennt nach Geschlecht, Jahresabschnitt und Zahl der Wiederbeobachtungen. Die definitiven Masse für die individuellen Aktionsradien bestimmte ich aufgrund der Summenhäufigkeitsverteilung der Verbindungsgeraden zwischen den beobachteten Standplätzen innerhalb der über mehrere Monate ermittelten individuellen Standplatzmuster: maximaler Aktionsradius = 95 % aller Distanzen; mittlerer Aktionsradius = 50 % aller Distanzen; je geteilt durch 2.

Soziale Komponente innerhalb der individuellen Verteilungsmuster

Bei den beobachteten Standplätzen unterschied ich "soziale" und "nicht-soziale" Standplätze. Als sozial galt ein Standplatz, wenn sich der betreffende Hase nach der Definition von MERZ (unveröffentlicht) in einer Hasengruppe aufhielt (s. Tab. 3). Bei der Analyse der individuellen Verteilungsmuster unterschied ich analog Distanzen zwischen "sozialen" und "nicht-sozialen" Standplätzen, welche ich entsprechend differenziert von jedem beobachteten Standplatz zu allen anderen ermittelte. Im weiteren basierte ich auf meinem provisorischen Ethogramm (Tab. 1a) und der Definition dreier Intensitätsstufen beim Sozialverhalten nach MERZ (Tab. 1b).

Zeitliche und saisonale Einflüsse

Um zeitbedingte Effekte erfassen zu können, wertete ich meine vom März 1973 bis Januar 1974 sowie die von MERZ (1976) von Ende Juli bis anfangs Oktober 1974 gemachten Beobachtungen getrennt aus. Da die periodisch durchgeführten Verlässlichkeitstests zwischen den Beobachtern zufriedenstellend waren, kann vorausgesetzt werden, dass die Datensätze vergleichbar sind. Dank der getrennten Behandlung der Daten erhielt ich einerseits eine Aussage über die individuellen Verteilungsmuster während einem ganzen Jahr mit 10 Beobachtungsnächten im Frühling, 7 im Sommer und 5 im Winter, andererseits eine präzise Aussage über die Verteilungsmuster im Spätsommer mit 17 Beobachtungsnächten. Für den Vergleich der zeitlichen Entwicklung der individuellen

Verteilungsmuster im Juli war eine Standardisierung der Werte notwendig, weil die Grösse des Aktionsradius individuell verschieden war. Zu diesem Zweck errechnete ich die Differenz ($D - \bar{D}$) zwischen der beobachteten kürzesten Distanz (D) vom ersten Standplatz (x_1) eines Hasen zu jedem später beobachteten Standplatz (x_j) und der durchschnittlich beobachteten Dislokationsdistanz ($\bar{D}$) des betreffenden Individuums im Juli. Ich teilte die Differenzwerte ($D - \bar{D}$) durch $\bar{D}$ und ordnete die resultierenden Werte den entsprechenden Zeitpunkten i zu.

5.3. Resultate

5.3.1. Individualdistanzen und Sozialdistanzen

Wie Tab. 2 zeigt, liegen alle beobachteten Individualdistanzen zwischen 0 und 160 m. Die Beobachtungswerte weichen stark von den Erwartungswerten bei zufälliger Verteilung ab, welche für jede Distanzklasse bis 160 m gleich gross sind. Die Abweichungen sind so ausgeprägt, dass sich eine statistische Prüfung erübrigte. Mit zunehmender Distanz nimmt die Beobachtungshäufigkeit rasch ab und erreicht einen ersten Tiefpunkt zwischen 20 - 25 m. Der prozentuale Anteil sozial verhaltender Hasen pro 5-Meter-Klasse ist für Individualdistanzen bis zu 25 m relativ hoch und sinkt dann stark ab. Bei Distanzen über 70 m konnten keine sozialen Interaktionen beobachtet werden.

Abb. 4 zeigt die Häufigkeitsverteilung aller beobachteten Individualdistanzen sowie der Distanzen zwischen Individuen, bei denen soziale Interaktionen beobachtet wurden, in Abhängigkeit von 20-m-Intervallen. Für die Beschreibung dieser Häufigkeitsverteilungen verwendete ich die Gleichung nach KUMMER (1974, s. S. 22). Die theoretischen Werte stimmen mit den beobachteten relativ gut überein. Die Abweichungen in den Distanzklassen 0-19 und 20-39 m dürften z.T. daher rühren, dass die kurzen Individualdistanzen während den Beobachtungen direkt geschätzt wurden und somit in der tiefsten Distanzklasse sehr genau, in der nächst höheren Klasse dagegen eher pauschal erfasst wurden. Die beste Annäherung an die Häufigkeitsverteilung aller Individualdistanzen ergab sich unter Annahme eines Attraktionswertes von $\bar{a} = +0.68$. Bei sozial verhaltenden Hasen liegt der geschätzte Attraktionswert mit $\bar{a} = +1.75$ um etliches höher.

Die Häufigkeit der in Abhängigkeit von der Individualdistanz dargestellten (Abb. 5; Darstellung in Form von Summenhäufigkeitskurven) eindeutigen Fällen von sozial sich verhaltenden Hasen (Intensitätsstufen 2 und 3 zusammengefasst) weicht deutlich von derjenigen der Fälle ab, bei denen soziale Interaktionen schwacher Ausprägung (Intensitätsstufe 1) beobachtet wurden. In 97 % der Fälle wurden intensivere soziale Interaktionen nur bis zu einer Individualdistanz von 25 m beobachtet, 99 % bis zu einer Individualdistanz von 50 m.

Aufgrund der gefundenen Häufigkeitsverteilung der Individualdistanzen lässt sich die Sozialdistanz definieren:

enge Definition (für Intensivbeobachtungen):	25 m
extensive Definition:	50 m
Grenzwert:	70 m

Die Sozialdistanz erachte ich als taugliches Mass für die Abgrenzung sozialer Gruppen bei nächtlichen Beobachtungen mittels Scheinwerfern. Bei Gruppendifinitionen differenziere ich wie folgt:

soziale Gruppen:	Distanz von einem Gruppenmitglied zum nächsten = max. 25 m
Tendenzgruppen:	Distanz von einem Gruppenmitglied zum nächsten = max. 70 m

Bei pauschaler Betrachtungsweise, wie sie bei extensiven Feldbeobachtungen üblich und sinnvoll ist, können Hasen, die nicht weiter als 50 m vom nächsten Hasen entfernt sind, als gruppiert betrachtet werden.

Meine Definitionskriterien stimmen gut mit den Angaben von MERZ (unveröffentlicht) überein, wobei MERZ als zusätzliches Kriterium noch den Gruppendurchmesser definiert (Tab. 3).

5.3.2. Saisonale Unterschiede im individuellen Verteilungsmuster

Die Verteilungsmuster der beobachteten Standplätze sind in Abb. 6 (a-r) für jeden markierten Hasen dargestellt. Die im Sommer beobachteten Standplätze (Punkte) lassen sich von den im Herbst bzw. Frühling beobachteten (Dreiecke) unterscheiden. Es scheint, dass sich Hasen in der vegetationsärmeren Jahreszeit eher am Rande des im Sommer besetzten Aktionsraumes aufhalten. Bei den Rammlern liegen rund 81 % von insgesamt 54 im Zeitraum November bis April beobachteten Standplätzen deutlich in der Randzone der in den Monaten Juni - September erfassten individuellen Verteilungsmuster, bei den Häsinnen rund 67 % von insgesamt 20 Standplätzen.

5.3.3. Durchmesser der Aktionsräume und Migrationsdistanzen

Von den insgesamt 21 markierten konnten 3 der im ersten Fangjahr gekennzeichneten Hasen während einer Zeit von bis zu 15 Monaten beobachtet werden (Tab. 4). Bei letzteren Hasen zeigten sich Unterschiede in der Migrationstendenz. Die Grösse der Aktionsradien scheint sowohl seasonspezifisch wie auch geschlechtsspezifisch zu sein (Tab. 5). Bei den Rammlern waren die Maximaldurchmesser der beobachteten individuellen Standplatzverteilungsmuster (= Aktionsraum-Durchmesser) während des Sommers signifikant kleiner als vom Herbst bis im Frühjahr ($t = 2.84$; d.f. 7. $P < 0.05$). Im ersten Sommer betrugen sie durchschnittlich 763 m, in den restlichen Monaten des ersten Jahres im Mittel 975 m. Bei den Häsinnen waren sie im ersten Sommer signifikant kleiner als diejenigen der Rammler ($t = -4.93$; d.f. 9. $P < 0.05$). Der mittlere Durchmesser betrug hier 569 m. Während die Durchmesser bei Häsinnen weder in der vegetationsarmen Jahreszeit noch im Verlauf von 2 Beobachtungsjahren merklich zunahmen (höchster Mittelwert 650 m; grösster beobachteter Durchmesser 875 m), erreichten die Rammler im Verlauf von 25 Monaten durchschnittlich 1112 m. Der grösste bei den Rammlern beobachtete Wert betrug 1200 m. Bei der Bestimmung dieser Durchmesser liess ich Aussenseiter-Werte, die eine Migration über beschränkte Distanz vermuten lassen, unberücksichtigt. So bspw. einen Wert beim Rammler "Rechtsrot" (Abb. 6 o), der in einem Fall bis zu 1575 m dislozierte. Gesondert behandelte ich auch die Verteilungsmuster der Häsinnen "Linksrot" (Abb. 6 p) und des Rammlers "Sender-Weiss" (Abb. 6 c), welche möglicherweise in einen anderen Teil der Selzacherwiti migrierten und sich dort neu festsetzten. Mit einiger Sicherheit trifft dies vor allem für "Linksrot I" (Abb. 6 p) zu. Nach dem Fang und der Wiederfreilassung suchte diese Häsinnen einen Standort im N-E-Teil der Selzacherwiti in der Nähe des Bahndammes auf. Noch im April 1973 wechselte sie in den W-Teil und setzte sich schliesslich im S-E-Teil fest. Der maximale Durchmesser des von diesem Tier durchwanderten Areals betrug 1800 m. Um eindeutige Migrationsdistanzen handelte es sich bei den Strecken, welche ein Teil der ausgesetzten Hasen zurücklegte. Eindeutig deshalb, weil sie das Gebiet der Selzacherwiti verliessen und sich an ganz anderen, weiter entfernten Standorten festsetzten. 7 von 18 Importhasen verliessen die Selzacherwiti für kürzere oder längere Zeit. 4 davon kehrten nicht mehr dahin zurück; 3 dieser Hasen wurden im Verlauf zweier Jahre nach dem Aussatz in angrenzenden Gebieten, wo sie sich dann mit beschränkten

Aktionsradien festgesetzt hatten, mehrmals wiederbeobachtet. Wie Abb. 7 zeigt, verliessen die meisten dieser migrierenden Hasen die Selzacherwiti Richtung Norden. Die beobachteten Migrationsdistanzen liegen zwischen 1600 und 2300 m (Luftlinien-Distanz). Die genauen Messwerte sind in Tab. 6 enthalten. Die Abgrenzung des "hasentypischen" Aktionsradius gegenüber Migrationsdistanzen lässt sich anhand der Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen den individuellen Standplätzen noch eindeutiger vornehmen. Zu diesem Zweck bestimmte ich für jedes individuelle Verteilungsmuster die Abstände von jedem Standplatz zu allen anderen Standplätzen und ordnete die gemessenen Distanzen 100 m - Distanzklassen zu (Tab. 7 a-c). Die Häufigkeitsverteilungen der Distanzen sind in Abb. 8 als Summenhäufigkeitskurven dargestellt. Die mehrjährigen Beobachtungsdaten und die Daten einer Sommersaison unterscheiden sich deutlich. Bei den Sommerbeobachtungen von gut 1 Monat Dauer liegen 50 % der ermittelten kürzesten Distanz zwischen 0 und knapp 200 m, 97 % zwischen 0 und 650 m. Bei den längerfristigen Beobachtungen (1 Jahr, alle saisonalen Aspekte) dagegen liegen 50 % zwischen 0 und gut 300 m, 97 % zwischen 0 und 1030 m. Beim ersteren Datenmaterial beträgt der beobachtete Maximalwert 1300 - 1400 m, beim letzteren 2100 - 2200 m. Solche Extremwerte fallen durch die Abgrenzung bei 97 % weg. Die Werte 650 m bzw. 1030 m entsprechen den maximalen beobachteten Durchmessern der individuellen Aktionsräume ohne Berücksichtigung einzelner Extremwerte. Unter der vereinfachenden Annahme potentiell kreisförmiger Aktionsräume definierte ich den individuellen Aktionsradius als halben Durchmesser. Somit ergibt sich für einen "Durchschnittshasen" (= 97 % der Fälle) - ohne Berücksichtigung möglicher geschlechtsspezifischer Unterschiede wie auch ohne Migrationsbewegungen - ein maximaler Aktionsradius von 325 m im Juli bis Oktober und von 515 m im Verlaufe von einem Jahr.

Betrachtet man die Häufigkeitsverteilungen der Abstände zwischen den je Individuum beobachteten Standplätzen (Abb. 9 a und b), so fällt die Ähnlichkeit mit der Häufigkeitsverteilung der "nearest neighbor"-Distanzen zwischen potentiell bzw. sozial gruppierten Hasen (Abb. 4) auf. Nach MERZ (1976) entstehen sozial attraktive Hasengruppierungen vor allem auf bevorzugten Nahrungsplätzen. Dies lässt vermuten, dass die beiden erwähnten Verteilungen in ähnlicher Weise durch Standortpräferenzen geprägt werden und die eventuell über längere Zeit zwischen Individuen an einem Standort bestehende Attraktion sich auch auf das individuelle Verteilungsmuster auswirkt. Ich prüfte also, ob sich auch die innerhalb von individuellen Aktionsräumen gefundene distanzmässige Konfiguration mit der in Kapitel 5.2 zitierten Gleichung von KUMMER (1974) beschreiben lässt. Ich standardisierte vorerst die in Tab. 6 b und c

angegebenen Häufigkeiten pro Distanzklasse (Totale für 9 bzw. 6 Hasen), indem ich alle Werte durch den Wert der Klasse 0 - 99 m teilte. Dadurch erhält die erste Distanzklasse sowohl bei der Verteilungscharakteristik für den Zeitraum Juli - Oktober wie auch für den längeren Zeitraum von März bis Januar des folgenden Jahres den Wert 1. Bei beiden Zeitabschnitten steigt die standardisierte Häufigkeit zunächst an und sinkt dann bei den kurzfristigen bei etwa 350 m unter den Wert 1 (Abb. 9a), bei den längerfristigen bei etwa 480 m unter den Wert 1 (Abb. 9b). Diese Werte entsprechen ungefähr den in diesen beiden Zeitabschnitten ermittelten durchschnittlichen Aktionsradien. Die unterhalb 1 liegenden und mit zunehmender Distanz nicht-linear abnehmenden Häufigkeiten lassen sich gut mit der KUMMER'schen Gleichung unter Annahme des gleichen Attraktionswertes wie bei der Häufigkeitsverteilung der "nearest-neighbor"-Distanzen potentiell gruppierter Hasen ($\bar{a} = 0.68$) beschreiben. Dies lässt vermuten, dass die Standplätze eines Individuums in den von ihm häufig frequentierten Teilen seines Aktionsraumes oft innerhalb des individuellen Aktionsradius liegen. Dass die Häufigkeitsverteilung im Bereich unterhalb des Wertes 1 (Standplätze in weniger frequentierten Arealen des individuellen Aktionsraumes) ähnlich ist wie bei den Individualdistanzen könnte bedeuten, dass von den bevorzugten Arealen eine Attraktion mit ausgeprägt sozialer Komponente ausgeht. Nach den Daten von MERZ (1976) wäre nämlich bei rein ökologisch bedingter Attraktion eine eher lineare Abnahme der Häufigkeit mit zunehmender Distanz zu erwarten.

5.3.4. Struktur und Form der Standplatzverteilung im Aktionsraum

Bei der Auswertung der Beobachtungen an markierten Hasen im Juli 1973 erhielt ich den Eindruck, dass sich die Hasen im Verlaufe der Zeit immer weiter vom Ort der ersten Beobachtung entfernten. Wie Abb. 10 veranschaulicht, sind die bei Doppelbeobachtungen in der gleichen Nacht ermittelten Distanzen zwischen den Standplätzen eines bestimmten Hasen wesentlich geringer als im Verlaufe eines ganzen Monats. Die vom Ort der Erstbeobachtung zu allen weiteren beobachteten Standplätzen eines Individuums gemessenen Distanzen scheinen im Juli durchschnittlich wie maximal grösser zu sein als im Juni. Es stellte sich die Frage, wie das Verteilungsmuster der beobachteten individuellen Standplätze im zeitlichen Verlauf entsteht.

Die durch die mittlere individuelle Dislokationsdistanz ($\bar{D}$) relativierten Differenzen zwischen den in einer bestimmten Zahl von Tagen zurückgelegten Distanzen D (von der Erstbeobachtung aus gemessene Luftliniendistanzen; vgl. Kap. 2) und $\bar{D}$ sind in Abb. 11 in Abhängigkeit von der Zeitdauer dargestellt. Die Werte der einzelnen Hasen werden darin nicht unterschieden,

obwohl die Erstbeobachtungen für die einzelnen Individuen zeitlich differierten. Trotz der durch die nicht völlig koordinierbaren bzw. vergleichbaren Erstbeobachtungszeiten bedingten Unschärfe in der Darstellung kann man einen Trend erkennen. Es wird sichtbar, dass die markierten Hasen im Zeitraum vom 2.6. - 31.7.1973 sich generell vom Standort der Erstbeobachtung entfernten. Nach etwa einem Monat zeigt sich jedoch ein Trend zur Rückkehr in Richtung des erstbeobachteten Standplatzes. Das Bild einer synchronen zirkulären Fortbewegung aller markierten Hasen in ihren Aktionsräumen kann nur entstehen, wenn ein im ganzen Untersuchungsgebiet wirksamer zeitlicher Effekt besteht. Ein Differenzenvorzeichen-Iterationstest (SACHS 1974) ergibt eine signifikante Abweichung der zeitlichen Reihenfolge der in Tab. 8 aufgeführten positiven und negativen Mittelwerte von Zufallsmässigkeit ($z = 2.627$; $P < 0.01$). Dies deutet auf einen spezifischen Einfluss des Monats Juli auf die Dislokationsrichtungen und somit auf die Grösse der individuellen Aktionsradien hin. Eine bei mehreren Individuen gleichzeitig beginnende Dislokationsbewegung im Monat Juli ist unschwer dadurch erklärbar, dass in dieser Zeit die durch die hochwüchsige Vegetation gegebene Struktur des ganzen Untersuchungsgebietes wegen der Ernte laufend verändert wird. Die bogenförmigen Richtungen bedürfen hingegen einer anderen Erklärung, wie wir später sehen werden. Der durch die gleitenden Mittelwerte je dreier aufeinanderfolgender Mediane (Tab. 8) verdeutlichte Trend führt zu der Annahme, dass die Hasen sich sukzessive in benachbarte Areale verschieben und offenbar nicht alle Areale innerhalb ihres individuellen Aktionsradius gleichzeitig oder in zufälliger Reihenfolge aufsuchen.

Betrachtet man die im August / September 1974 beobachteten Standplätze markierter Individuen im zeitlichen Ablauf (Abb. 12 a-i), so sieht man, dass alle Markierten im August / September in ähnlicher Weise individuell verschiedene Gebiete durchwanderten. Bei der Betrachtung der einzelnen zeitlich-örtlichen Verteilungsmuster der individuellen Standplätze entdeckt man ebenfalls Tendenzen zu zirkulären Wanderungen. In Abb. 12 sind die im Beobachtungszeitraum noch nicht abgeernteten hochwüchsigen Kulturen wie Getreide-, Mais-, Rüben- und Kartoffelfelder eingezeichnet. Das Verteilungsmuster der individuellen Standplätze wird offensichtlich stark durch die räumliche Anordnung dieser potentiell deckungsgebenden Felder bzw. durch das Angebot an Arealen mit niederwüchsiger Vegetation wie geschnittene Wiesen und Kleefelder sowie Stoppel-

felder geprägt. Durch die Anordnung der hochwüchsigen Vegetation wird der Aktionsraum eines Hasen in zellenähnliche Kleinareale unterteilt, zu denen der Hase mindestens über das Feldweg-Netz ungehinderten Zugang hat. Verfolgt man die Standort-Verschiebungen der einzelnen Hasen im zeitlichen Ablauf, so gewinnt man folgenden Eindruck. In der Regel verschieben sich die Hasen von einer "Zelle" zur anderen, halten sich in bestimmten Arealen längere Zeit auf und haben teilweise die Tendenz, nach einer gewissen Zeit, und nachdem sie eine gewisse Distanz zurückgelegt haben, sich wieder dem Ausgangspunkt zu nähern. Der Eindruck zirkulärer Fortbewegungen entsteht unter anderem auch dadurch, weil sich die Hasen im Verlaufe mehrerer Tage halbkreisartig um Felder mit hoher Vegetation herumbewegen. Man kann vermuten, dass die hochwüchsigen Felder im Bereich der beobachteten Standplätze tagsüber als Deckung benutzt werden (siehe später). Während der nächtlichen Aktivität bevorzugen Hasen eher niedrige Vegetation (PFISTER, in Vorb.). Daraus erklärt sich auch die hohe Wiederbeobachtungsrate bei Markierten von über 90 % (MERZ 1976).

Bemerkenswert ist, dass einerseits alle Hasen in der Regel einen neuen Standort in nicht allzu grosser Entfernung des vorgängigen wählten, was durch eine abnehmende Vertrautheit mit weiter entfernten Standorten bedingt sein könnte, andererseits jedoch innerhalb von zweieinhalb Monaten in der Regel nicht mehr in eine einmal verlassene "Zelle" zurückkehrten. Eine Rückkehr an die früher besuchten Plätze nach einer längeren Zeitspanne ist aufgrund der gebogenen Fortbewegungsmuster jedoch wahrscheinlich und bei standort-treuen Hasen über Jahre hinweg mit Sicherheit anzunehmen.

Die einzelnen in Abb. 12 wiedergegebenen individuellen Verteilungsmuster vermitteln qualitativ den Eindruck, dass deren Form und Durchmesser massgeblich von der Verteilung der hochwüchsigen Kulturen beeinflusst wird. Die Häsin "Blau-Grün" (Abb. 12 b) bspw. war offenbar im Juli - August 1974 in der Bewegungsrichtung nach Süden durch die Aare absolut beschränkt und nach Norden durch eine fast durchgehend geschlossene Reihe von hochwüchsigen Kulturen relativ stark beeinflusst. Das Verteilungsmuster erscheint dadurch gestreckter und weist eine grössere Distanz von der ersten zur letzten Beobachtung auf als bei Hasen mit mehr Bewegungsfreiheit wie zum Beispiel bei der Häsin "Gelb-Grün" (Abb. 12 a) oder der Häsin "Rechts-Rot" (Abb. 12 g). Auch bei "Rechts-Weiss" (Abb. 12 f) kann man einen vegetationsbedingten

Kanalisierungseffekt vermuten. Andererseits hat man beim Hasen "Rechts-Grün" (Abb. 12 c) den Eindruck einer relativ starken Bindung an einen Komplex deckunggebender Kulturen mit einem weiten Umfeld an durchgehend niederwüchsigen Wiesen sowie Stoppelfeldern. Möglicherweise bewirkt der Mangel an weiteren Deckungsmöglichkeiten in der näheren Umgebung wie auch die Nähe zweier Bauernhöfe, dass dieser Hase sich nicht allzuweit von den Standort-Deckungen entfernte. Anders beim Rammler "Gelb-Blau" (Abb. 12 d) und den Häsinnen "Gelb-Rot" (Abb. 12 e) und "Blau-Rot" (Abb. 12 i), die in einem variabel von Deckungen durchsetzten Areal relativ häufig in andere "Zellen" wechselten.

Die Kammerung des Aktionsraumes durch deckunggebende Kulturen widerspiegelt sich im Verteilungsmuster aktiver Feldhasen. Hingegen ergab die Bestimmung der Distanzen von den beobachteten Standplätzen adulter Hasen zu bestimmten Kulturen keine gesicherten Hinweise darauf, dass sie sich während der nächtlichen Aktivität bevorzugt in der Nähe eines Kulturtyps aufhielten. Die Standplätze der Markierten (Abb. 12) liegen im Durchschnitt ungefähr gleich nahe bei Getreide-, Mais- und Rübenfeldern. Hingegen zeigen Junghasen (Tab. 9) eine signifikante Bindung an benachbarte Maisfelder (U-Test betreffend Unterschied im Distanzverhalten zu Maisfeldern zwischen Subadulten und Adulten: $m = 34$, $n = 48$; $z = 3.1399$. $P < 0.005$). Da ich zu jener Zeit selber Junghasen aufzog, konnte ich die verschiedenen Altersklassen im Feld relativ zuverlässig unterscheiden. Wie Tab. 10 und Abb. 13 zeigen, vergrößert sich die mittlere Distanz zu Maisfeldern bei den Junghasen mit zunehmendem Alter. Die Zunahme des mittleren Abstandes in Abhängigkeit der Altersklassen ist einigermassen linear und statistisch gesichert ($r = 0.9654$; $t = 7.404$, d.f. 4; $P < 0.01$). Die durchschnittlichen Abstände der markierten und unmarkierten adulten Hasen zu Maisfeldern entsprechen dagegen annähernd denjenigen zufällig verteilter Punkte, doch konnte ich während und kurz nach der Abenddämmerung sowie vor Tagesanbruch - also kurz nach und vor der Ruhepause - oft adulte Hasen am Rande von Mais- und Rübenfeldern beobachten. In den frühen Morgenstunden verschwanden sie dann meist in diesen Kulturen. Eine gewisse "Unabhängigkeit" der Adulten von Deckungen kann somit nur für die circadianen Phase der nächtlichen Aktivität postuliert werden.

5.3.5. Soziale Komponenten im individuellen Verteilungsmuster

In den Abb. 12 sind die Standplätze, an denen die markierten Hasen in der Nähe anderer Hasen beobachtet wurden, speziell gekennzeichnet. Grosse Punkte bezeichnen Standplätze im Bereich der Sozialdistanz zu anderen Individuen (Distanz zu Nachbarhasen nicht grösser als 25 m), mittelgrosse Punkte Standplätze innerhalb einer Tendenzgruppe (Distanz zu benachbarten Hasen maximal 75 m). Aus den Abbildungen geht qualitativ hervor, dass in den meisten innerhalb der Aktionsräume aufgesuchten Areale soziale Kontakte beobachtet werden konnten. Es stellte sich deshalb die weitere Frage, ob zwischen der metrischen Struktur der individuellen Verteilungsmuster und dem beobachteten sozialen Verhalten, bzw. der Häufigkeit der im Bereich sozialer Abstände zu anderen Hasen beobachteten Standplätze ein Zusammenhang besteht. Zur Auswertung wurden individuelle Standplätze innerhalb von Gruppen, innerhalb von Tendenzgruppen und ausserhalb von Gruppen unterschieden. Die Abstände zwischen diesen qualifizierten Standplätzen wurden für jeden Hasen gemessen und die gemessenen Distanzen 100 m - Distanzklassen zugeordnet.

Tab. 11 zeigt einen Vergleich der Häufigkeitsverteilung der zwischen allen beobachteten Standplätzen einzelner Individuen ermittelten Distanzen mit derjenigen der Distanzen, die bei den gleichen Individuen zwischen den innerhalb von Gruppen beobachteten Standplätzen gemessen wurden. Die Häufigkeitswerte der einzelnen markierten Individuen wurden je Distanzklasse zusammengefasst. Aus der daraus resultierenden Abb. 14 a geht hervor, dass der prozentuale Anteil der Abstände zu Standplätzen in sozialen Gruppen an der Gesamtzahl der Standplatzabstände pro Distanzklasse im Bereich zwischen 0 - 800 m ziemlich konstant ist und zwischen 32 und 42 % liegt. Bei Distanzen über 900 m liegt die relative Häufigkeit "sozialer" Standplätze wesentlich tiefer, nämlich zwischen 4 und 18 %. Rechnet man auch die Standplätze innerhalb von Tendenzgruppen zu den sozialen Gruppierungen, so erhält man im Bereich über 800 m einen überdurchschnittlich hohen Anteil an "tendenzgruppierten" Standplätzen im Vergleich zur Gesamtzahl der innerhalb von Gruppen und Tendenzgruppen beobachteten Standplätze (Abb. 14 b). Es scheint also, dass die untersuchten Hasen ihre soziale Aktivität auf ein Areal mit einem Durchmesser von in der Regel nicht mehr als etwa 800 - 900 m beschränken. Aufgrund dieses Schätzwertes lässt sich als weitere Kenngrösse das individuellen Raumverhaltens der mittlere Durchmesser des für das soziale Verhalten des Hasen relevanten Areals provisorisch festlegen. Im Sinne einer Arbeitsdefinition bezeichne ich ohne Berücksichtigung des Geschlechts der

Tiere das Gebiet, in welchem ein Hase den grössten Teil seiner sozialen Kontakte realisieren kann, als "soziales Areal". Das soziale Areal hat nach meiner Schätzung einen Durchmesser von max. etwa 850 Metern (Mitte der Distanzklasse). Dieser Wert entspricht der maximalen Distanz zwischen 90 % der an markierten Hasen beobachteten Standplätze (Abb. 7). Die Häufigkeit "sozialer" Standplätze ausserhalb des so definierten sozialen Areals, d.h. im Randbereich der individuellen Aktionsräume, liegt signifikant unterhalb des Erwartungswertes (Tab. 11: $\chi^2 = 68.68$; d.f. 5. $P < 0.001$).

Ein Zusammenhang zwischen Grösse des Aktionsradius und Häufigkeit von Standorten, wo sich ein Hase innerhalb einer "sozialen" Gruppe befand, lässt sich aufgrund qualitativer Hinweise höchstens vermuten. In Tab. 12 sind die prozentualen Häufigkeiten von Standplätzen innerhalb "sozialer" Gruppen pro Distanzklasse (Distanzen zwischen allen Standplätzen innerhalb der individuellen Verteilungsmuster) angegeben. Es sind andeutungsweise Konzentrationen "sozialer" Standplätze zu erkennen, die in bestimmten Abständen auftreten (bei kleineren Aktionsradien 200 - 300 m, bei grösseren 300 - 500 m). Die Konzentrationen ("soziale Zentren") sind augenfällig, doch konnten sie statistisch nicht gesichert werden. Ich lokalisierte die vermuteten Vorkommen solcher Zentren in jenen Distanzklassen, welche qualitativ einen höheren Anteil an sozialen Standplätzen aufwiesen als die benachbarten Klassen. Das Resultat ist in Abb. 15 dargestellt. Hier sind alle einander in der Reihenfolge entsprechenden Zentren durch gestrichelte Linien miteinander verbunden. Betrachtet man die äussersten Zentren, so hat man den Eindruck, dass sie sich mit zunehmender Radius-Grösse an den äussersten Rand der Verteilungsmuster verschieben. Es scheint auch, dass zwischen der Zahl der Zentren und der Grösse der Aktionsradien ein gewisser Zusammenhang besteht. Da sich die Existenz der intuitiv erfassten Zentren statistisch nicht sichern lässt, hat die Darstellung lediglich hinweisenden Charakter.

Es fällt auf, dass Hasen mit mittleren Aktionsradien häufiger innerhalb von sozialen Gruppen beobachtet wurden (% soz. in Abb. 15) als jene mit extremen Radien. Dies wie auch die vermutete Tendenz zur Bildung "sozialer Zentren" könnte als Indiz dafür gewertet werden, dass zwischen der Grösse der Aktionsradien und dem Sozialverhalten ein Zusammenhang besteht.

Wie aus Abb. 12 (b -d) ziemlich deutlich hervorgeht, wurden die markierten Hasen oft in mehreren aufeinanderfolgenden Taxationen, also mehrere Tage hintereinander am selben Ort innerhalb von Gruppen beobachtet. Daraus erklären sich die qualitativ in Abb. 15 in bestimmten Abständen erkennbaren "sozialen Zentren". Die Bedeutung solcher "sozialen" Standorte könnte sich in einer zeitlich befristeten Standortpräferenz, bzw. einer längeren Aufenthaltsdauer manifestieren, der Mangel an Sozialpartnern dagegen dazu führen, dass ein Hase seinen Standort rascher wechselt. Als Aufenthaltsdauer definierte ich den Zeitraum in Tagen, in welchem ein Hase in aufeinanderfolgenden Taxationen am gleichen Standort beobachtet wurde. Ich verglich die Aufenthaltsdauer auf einzelnen Feldern mit der Anzahl der auf den betreffenden Feldern innerhalb von sozialen Gruppierungen beobachteten individuellen Standplätzen. Nach Tab. 14 wurden etwa 54 % aller frequentierten Standortfelder innerhalb eines Zeitraumes von 1-6 Tagen wieder verlassen; 95 % der Felder wurden nicht länger als rund 30 Tage hintereinander frequentiert. Die maximale beobachtete Aufenthaltsdauer betrug 40 Tage. Der prozentuale Anteil "sozialer" Standplätze steigt mit zunehmender Aufenthaltsdauer in der Zeitspanne von 3 Wochen und nimmt nachher wieder ab. Die Wahrscheinlichkeit der sozialen Kontakte bestimmte ich sowohl aus der Zahl der Standplätze innerhalb von Gruppen wie auch innerhalb von Tendenzgruppen. Letztere Standplätze gewichtete ich geringer, indem ich die prozentualen Anteile durch 2 teilte und zum prozentualen Anteil sozialer Standplätze hinzuzählte. Dieser Schätzwert für die Häufigkeit sozialer Kontakte auf einem landwirtschaftlich abgegrenzten Feld ist in Abb. 16 in Abhängigkeit von der Aufenthaltsdauer dargestellt, wobei die Frage offen bleiben soll, ob soziale Kontakte von der Aufenthaltsdauer abhängig sind oder umgekehrt. Der kurvilineare Zusammenhang kann mittels einer multiplen Regression geschätzt werden. Er ist signifikant mit $\hat{R}^2 = 0.982$; $F = 218.22$; $P < 0.01$, $v_1 = 1$; $v_2 = 4$. Es resultiert die Gleichung

$$y = -0.063 x^2 + 3.019 x + 25.115$$

Der Wendepunkt liegt bei etwa 23 Tagen. Dieser Wert stimmt ungefähr mit dem Wendepunkt bei den Dislokationsdistanzen (gleitende Mittelwerte in Abb. 11) überein.

Die Prüfung allfälliger geschlechtsspezifischer Unterschiede bezüglich der "sozialen Zentren" ergibt ebenfalls nur qualitative Hinweise, da das Datenmaterial zu gering ist. Tab. 13 enthält Angaben über 3 Häsinnen und 3 Rammlern. Da deren Aktionsradien stark variieren, verglich ich die relative Häufigkeit "sozialer" Standplätze in Abhängigkeit von der Distanz zwischen Standplätzen nur im Bereich zwischen 0 und 600 m, was etwa dem im Sommer bei 97 % gefundenen maximalen Abstand (Abb. 8) entspricht. Die Häsin "Links-Rot" klammerte ich als Sonderfall aus. Nach Abb. 7 scheinen Häsinnen eine stärkere Tendenz als Rammler zu haben, bestimmte "soziale" Zentren zu benutzen. Optisch sind 3 Maxima erkennbar, nämlich bei 0 - 100, 300 - 400 und 500 - 600 m. Theoretisch entspricht der Abstand vom ersten zum zweiten Maximum dem gefundenen mittleren Aktionsradius von 325 m. Nimmt man an, dass die Zentren in dichtester "Packung" regelmässig angeordnet sind, so errechnet sich die Distanz zum dritten Maximum als Abstand zum zweiten mal Wurzel 3 und ergibt im vorliegenden Fall den Erwartungswert von 563 m, also ungefähr den beobachteten Wert. Eine gewisse Sicherheit für die Beschreibung des Befundes besteht dadurch, dass sich der Unterschied in der zentralen Tendenz zwischen dem Minimum in Distanzklasse 200 - 300 m und dem Maximum zwischen 300 - 400 m (Tab. 12) mittels t-Test statistisch sichern lässt ($t = -7.47$; $P_{(d.f. 6)} < 0.01$). Ein Chi-Quadrat-Test (Tab. 13) ergibt ebenfalls eine signifikante Abweichung der Beobachtungshäufigkeit von den in den verschiedenen Distanzklassen bei zufälliger Verteilung erwarteten Häufigkeit "sozialer" Standplätze ($\chi^2 = 23.07$; $P_{(d.f. 4)} < 0.01$). Bei den Rammlern hingegen lassen sich keine gesicherten Abweichungen von zufälliger Verteilung feststellen. Sollten die vorliegenden Beobachtungen trotz der geringen Anzahl der Fälle andeutungsweise einen tatsächlich vorhandenen Mechanismus aufzeigen, so könnte man festhalten, dass Häsinnen stark von sozial attraktiven Standorten angezogen werden und diese über einen z.T. längeren Zeitraum immer wieder aufsuchen. Dass die Abstände etwa so gross sind wie der durchschnittliche individuelle Aktionsradius, könnte damit erklärt werden, dass die attraktiven Gruppierungen tendenziell regelmässig angeordnet sind, und zwar in Abständen, die einer maximalen Zahl von Hasen den Anschluss an eine Gruppierung erlauben. Rammler dagegen sind in ihrer sozialen Aktivität örtlich weniger gebunden.

5.4. Diskussion

Bei der Bewertung der Resultate ist einschränkend festzuhalten, dass alle Aussagen primär für das untersuchte Gebiet gelten. Wie allgemeingültig die Befunde sind, kann nur in einem Kontrollversuch mit einer genügenden Zahl unabhängiger örtlicher Stichproben geprüft werden. Immerhin handelt es sich bei der Selzacherwiti um ein für Hasen wie auch für deren Beobachtung sehr geeignetes Gebiet. Ich nehme deshalb an, dass die an einzelnen Hasen ermittelten Kenngrössen als Schätzwerte zur Charakterisierung des individuellen Raumverhaltens unter idealen Bedingungen relevant sind. Dies zeigt sich auch in der Uebereinstimmung einzelner Befunde mit Angaben aus der Literatur. Beispielsweise decken sich meine Beobachtungen über die Grösse der Aktionsradien wie auch über die Migrationsdistanzen relativ gut mit den Grössenangaben von PIELOWSKI (1972). Nach PIELOWSKI fallen Dislokationsdistanzen über 1800 m eindeutig in den Bereich von Migrationsbewegungen, während der Aktionsraum-Durchmesser bei standorttreuen Feldhasen in der Regel nicht grösser ist als 1200 m (= Aktionsradius von 600 m). Letzterer Wert stimmt mit meinem bei Rammeln ermittelten Maximalwert überein, wobei hier anzumerken ist, dass meine Erkenntnisse über Aktionsradien hauptsächlich auf Beobachtungen an ausgesetzten Importhasen unbekannter Herkunft basieren. PIELOWSKI (1972) und SCHNEIDER (1979) fanden bei männlichen Hasen ebenfalls grössere "home-ranges" als bei weiblichen. Die Migrationsdistanzen sind deutlich grösser als die Durchmesser der Aktionsräume standorttreuer Hasen, liegen aber im untersten Bereich der von PIELOWSKI (1972) angegebenen Migrationsdistanzen (1.8 - 14 km). Meine Beobachtungen erlauben somit lediglich einen Hinweis auf die Migrationsdistanzen im speziellen Fall des Untersuchungsgebietes "Selzacherwiti", nicht aber Schlussfolgerungen hinsichtlich des für den Feldhasen typischen Migrationsradius. Es ist anzunehmen, dass die migrierenden Importhasen vor allem im ansteigenden, hügeligen und teilweise bewaldeten Areal nördlich der Witi schon nach kurzer Wanderung geeignete Wohngebiete antrafen. Ob die dort geringere Hasendichte mit ein Grund war, dass sich diese Hasen festsetzen konnten, lässt sich nicht sagen. Fest steht hingegen, dass ein bedeutender Teil der Importhasen längere Zeit und standorttreu im Aussetzungsgebiet verblieb, das damals eine für Schweizer Verhältnisse überdurchschnittlich hohe Hasendichte aufwies.

Verschiedene Autoren versuchten, Form und Fläche der "home-ranges" von Hasen verlässlich zu bestimmen. Dies lässt sich nur mit komplizierten Verfahren bewerkstelligen, welche alle auf bestimmten Annahmen basieren und methodische Probleme bieten (ANDERSON, 1982). Die effektiv von einem Hasen aktiv genutzte Fläche ist vor allem dann schwer bestimmbar, wenn - wie bei meinem Datenmaterial - nur eine beschränkte Zahl von Beobachtungen bzw. markierter Tiere verfügbar ist. Die Grösse der Aktionsradien scheint mir hingegen ein relativ robuster Parameter des individuellen Raumverhaltens zu sein. Berechnet man aus den in der Einleitung von anderen Autoren erwähnten Flächen unter der idealisierenden Annahme kreisförmiger Aktionsräume die zugehörigen Radien, so resultieren bei den langfristigen Radien (z.B. "Lebensbezirke") Werte zwischen 1400 und 2300 m, bei den zeitlich begrenzten 400 - 850 m (z.B. "Jahresbezirke"). Diese Werte sind mit den meinigen aus methodischen Gründen nur bedingt vergleichbar. Besser vergleichbar sind Angaben über Dislokationsdistanzen, bei denen zwischen Aktions- und Migrationsradien differenziert wurde. Da solche vergleichbaren Angaben vorhanden sind und mit meinen Befunden übereinstimmen, nehme ich an, dass meine Beobachtungen zumindest teilweise eine allgemeingültige Aussage über das individuelle Raumverhalten erlauben. Auch halte ich die ohne Berücksichtigung der Geschlechter durch pauschale Zusammenfassung aller Beobachtungen gewonnenen Parameter der individuellen Verteilungsmuster für angemessene Schätzungen, die bei der Analyse von Verteilungsmustern der gesamten ansässigen Population als Anhaltspunkte dienen können.

Die von PIELOWSKI (1972) und auch von BROEKHUIZEN & MAASKAMP (1981) gefundene Segmentierung der "home-ranges" in disjunkte, unterschiedlich frequentierte Teilareale fand ich bei den Selzacher-Hasen nur andeutungsweise. In Einzelfällen beobachtete ich Standortwechsel zu relativ weit entfernten, räumlich deutlich abgesetzten Plätzen. Nach meiner Definition des Aktionsradius handelte es sich dabei jedoch oft um Migrationsbewegungen. Ich gewann den Eindruck, dass derartige, migrationsähnliche Dislokationen vor allem in den vegetationsärmeren Jahreszeiten beobachtet werden. Im Winter und Frühjahr wurden die markierten Hasen verhältnismässig häufiger in den Randgebieten ihrer Aktionsräume beobachtet. Mit zunehmender Zahl der Beobachtungen pro Individuum verliert sich jedoch der Eindruck von gegliederten Standplatz-Verteilungsmustern. Es scheint, dass die Hasen im allgemeinen den grössten

Teil ihres durch einzelne extreme Standplätze abgrenzbaren Aktionsraumes nutzen. Die Grösse der Aktionsradien dürfte davon abhängig sein, in welchem Umkreis ein bestimmtes Angebot an Nahrung, Deckung und Sozialpartnern vorhanden ist. Es ist anzunehmen, dass dieses Angebot in der Selzacherwiti auf jeder zu den einzelnen landwirtschaftlichen Betrieben gehörigen Nutzfläche ähnlich vielfältig ist, da die Bauern der dortigen Region ihren Boden in vergleichbarer Weise bewirtschaften. Im Mittel umfasst ein Bauernbetrieb in der Gemeinde Selzach 14.19 ha. Dem entspricht eine Kreisfläche mit einem Radius von 425 m. Theoretisch findet also ein Hase im Umkreis von 400 - 500 m in der Regel alle Kulturarten in der Zusammensetzung, welche für jene Landwirtschaftszone typisch ist. Da dieser Wert annähernd mit den ermittelten Aktionsradien der Hasen übereinstimmt, könnte man vermuten, dass die Grösse der individuellen Aktionsräume sehr eng mit der flächenmässigen Ausdehnung des Ressourcen-Angebots zusammenhängt.

Ein starker Einfluss auf das individuelle Raumverhalten scheint andererseits von potentiellen Sozialpartnern auszugehen. Die sehr ähnlichen, auf Attraktion hindeutenden Häufigkeitsverteilungen der Individualdistanzen und der Abstände zwischen den individuellen Standplätzen rechtfertigen die Hypothese von MERZ (1976), dass das Raumverhalten der Hasen sowohl durch das Verteilungsmuster bevorzugter Kulturen wie auch durch eine soziale Komponente geprägt wird. MERZ kam aufgrund seiner Beobachtungen zum Schluss, dass die soziale Attraktion neben der Qualität der Vegetation bewirkt, dass ein Hase während der nächtlichen Aktivitätsphase ein in jeder Beziehung möglichst attraktives Feld aufsucht. Bei genauerer Betrachtung der Daten von MERZ hat man jedoch den Eindruck, dass der Hase in seinem Aktionsraum nicht derart frei seinen Standort wählt. Die zum Teil lange Aufenthaltsdauer auf bestimmten Feldern wie auch der Trend in der Dislokationsrichtung und die sukzessive Nutzung der vorhandenen Standorte deuten viel eher auf eine systematische, von einer gewissen Standorttreue geprägte, zeitabhängige Nutzung der individuellen Aktionsräume hin. Entscheidender für das Aufsuchen neuer Standorte dürfte das momentane örtliche Angebot an Sozialpartnern sein. Die starke Gliederung des Raumes durch Felder mit hinsichtlich Wuchshöhe und Kulturtyp unterschiedlicher Vegetation wie auch die starke Ueberlappung der individuellen Aktionsräume (vgl. Abb. 6 s) führen zur Annahme, dass die Aussichten der einzelnen Hasen auf soziale Kontakte in der Selzacherwiti mosaikartig

verteilt sind. Aus der in einem Umkreis von min. 160 m und max. 300 m (gemäss Definition) wirksamen Attraktion, wie sie bei den Individualdistanzen zum Ausdruck kommt, sowie aus der gefundenen zeitlichen Standplatztreue an Standorten mit einer höheren Wahrscheinlichkeit für soziale Kontakte kann geschlossen werden, dass die Suchkosten für die Partnerfindung im Juli relativ gering sind. Dafür spricht auch, dass die individuellen Aktionsradien in der Sommer-Beobachtungsperiode im Durchschnitt kleiner waren als in der vegetationsärmeren Jahreszeit. In einem mosaikartigen System von attraktiven Standorten überlappen die individuellen Dislokationsmuster in der vegetationsreichen Zeit offenbar in nicht zufälliger Weise.

Aus der Art der Dislokationsbewegungen der Hasen ergibt sich im übrigen eine Erklärung dafür, dass bei der Analyse der individuellen Verteilungsmuster häufiger Standplatz-Abstände zwischen 100 - 300 m gefunden wurden als zwischen 0 - 100 m (Abb. 9). Durch die zirkulären Dislokationsrichtungen entstehen u-förmige Standplatz-Verteilungsmuster. Innerhalb dieser mehr oder weniger ausgeprägten U's befinden sich jeweils Felder von 150 - 240 m Länge mit hochwüchsiger, eventuell auch als Hasendeckungen bedeutsamer Vegetation. Dadurch, dass die Hasen diese Felder im Verlaufe einer grösseren Zeitspanne umwandern, umschliessen die Standplätze ein "leeres" Feld, welches der Beobachtung nicht zugänglich war und während der nächtlichen Aktivität auch sehr wahrscheinlich nicht aufgesucht wurde. Dies erklärt, weshalb im Zentrum jener Areale innerhalb der individuellen Aktionsräume, wo die betreffenden Hasen häufig beobachtet wurden, eine verhältnismässig geringe Zahl an kurzen Standplatz-Abständen festgestellt wurde.

Die Häufigkeit sozialer Kontakte wird dadurch optimiert, dass geeignete Felder solange immer wieder aufgesucht werden, wie sich andere Hasen dort aufhalten. Die Abnahme der Sozialkontakte bewirkt die individuellen Standortwechsel: neue Standorte mit einem geringen Angebot an Sozialpartnern werden nach kurzer Zeit wieder verlassen. Durch die Vernetzung der individuellen Aktionsräume über sozial attraktive Felder entsteht ein Informationssystem, das den einzelnen Hasen bei der Partnerfindung mindestens teilweise vom Zufall unabhängig macht. Es wäre denkbar, dass die zeitabhängigen Schwerpunktsveränderungen im Verteilungsmuster der Population die Dislokationsbewegungen antreiben und die Grösse der individuellen Aktionsräume im wesentlichen bestimmen.

Die Beobachtungen von FIECHTER (1974) ergeben gegensätzliche Erkenntnisse zum Raumverhalten. Er stellte an mit Sendern markierten Hasen in der Selzacherwiti fest, dass diese in den Dämmerungsstunden oft innert kurzer Zeit ihr gesamtes "Wohngebiet" durchstreiften. Auch schienen sie während der nachtzeitlichen Aktivität nicht an bestimmte Standorte gebunden zu sein. Seine Ergebnisse sind dank der verwendeten Methode der Radiotelemetrie sehr zuverlässig und differenziert in der Aussage. Andererseits können die von mir gemachten Feststellungen nicht etwa mit irgendwelchen methodischen Einflüssen erklärt werden. Offenbar sind die Unterschiede in den Befunden auf die unterschiedliche Jahreszeit zurückzuführen, denn die Beobachtungen von FIECHTER stammen aus den Monaten November, März und April - also aus der vegetationsärmeren Jahreszeit. Es ist denkbar, dass in diesem Jahresabschnitt die Struktur innerhalb der Population unspezifischer oder variabler ist und dadurch die Standorttreue der Individuen geringer. Wahrscheinlich trägt die starke Raumgliederung durch hochwüchsige Kulturen im Sommer stark zur Stabilisierung der Verteilungsmuster der Hasen bei.

Die sukzessiv fortschreitende zirkuläre Bewegung scheint eines der wesentlichen Merkmale des individuellen Raumverhaltens zwischen Juli und Oktober zu sein. Ob für dieses Bewegungsmuster die gliedernde Funktion von Feldern mit hochwüchsiger Vegetation ausschlaggebend ist, kann anhand des bestehenden Datenmaterials nicht untersucht werden. Auffallend ist die Tatsache, dass kaum einer unter den beobachteten markierten Hasen an einen früheren Standort zurückkehrte. Die zirkuläre Bewegung dürfte trotzdem nach noch längerer Zeit oder in der folgenden vegetationsärmeren Jahresperiode wieder zum Ausgangspunkt zurückführen. Bei der Betrachtung der Abb. 12 stellt man fest, dass die einzelnen Hasen teilweise länger an einzelnen Standorten blieben, an anderen Standorten aber lediglich 1 - 2 mal beobachtet wurden. Dies führt zur Frage, wodurch die Aufenthaltsdauer auf einem bestimmten Feld beeinflusst wird, das heisst die Zeitspanne, während der ein Hase in der nachtzeitlichen Aktivität immer wieder das gleiche Feld aufsucht. Die Nahrungsverknappung bei längerem Aufenthalt mehrerer Tiere auf einem bestimmten Feld dürfte als Ursache für die Standortwechsel kaum in Frage kommen, da einerseits die Hasendichte wie auch die zeitliche Frequenz auf einem Feld sicherlich nicht ausreichen, um das Nahrungsangebot auszuschöpfen und andererseits, weil Nahrung in dieser Zeit noch immer fortwährend gebildet wird. Die Auf-

enthaltendauer an einem bestimmten Standort scheint vielmehr mit dem Sozialverhalten zusammenzuhängen. Die im Durchschnitt kurzen Aufenthalte an Standorten mit geringer Beobachtungshäufigkeit sozialer Standplätze erklärt möglicherweise, weshalb die Hasen in mehr als 50 % der Fälle ein Feld nach wenigen Tagen wieder verliessen. Sobald der Gewinn an sozialen Kontaktmöglichkeiten auf einem Feld optimal ist, steigt die Tendenz zur Verlängerung des Aufenthaltes. Dies drückt sich in der nicht-linearen Abnahme der Häufigkeit länger frequentierter Felder mit zunehmender Aufenthaltsdauer aus. Mit anderen Worten scheint die Suche nach Sozialpartnern ein Motiv für die individuellen Standort-Wechsel zu sein. Gesamthaft gesehen wurden auf Feldern, die mehr als 6 Tage lang immer wieder von einem Individuum aufgesucht wurden, ziemlich genau 40 % der Standplätze innerhalb von sozialen Gruppen beobachtet. Dieser Wert entspricht, wie wir später noch sehen werden, dem prozentualen Anteil gruppierter Hasen an der Gesamtzahl der im Juli 1973 beobachteten Hasen in der Selzacherwiti. Ueber die mögliche Bedeutung dieses Wertes werde ich in der Schlussdiskussion eingehen. Hier möchte ich mich auf die Aussage beschränken, dass eine Kontakthäufigkeit in dieser Grössenordnung im Durchschnitt als Mass für die "soziale Rendite" erachtet werden kann, die erforderlich ist, um einem Standortwechsel entgegenzuwirken. Der Befund erinnert an ein in KREBS & DAVIES (1981) diskutiertes Grenzertragsmodell. Es geht dort um die Frage, wie lange ein Individuum an einem Ort verweilen soll. Nach Abb. 16 zu schliessen, scheint die Verweildauer mit der Möglichkeit zu häufigen Sozialkontakten auf einem bestimmten Feld zusammenzuhängen. Dass die Wahrscheinlichkeit sozialer Kontakte nach etwa 3-4 Wochen möglicherweise abnimmt, mag mit der zeitlich-örtlichen Verlagerung von sozial attraktiven Standorten als Folge der sich verändernden Vegetation zusammenhängen.

Im Hinblick auf die Untersuchung von Verteilungsmustern innerhalb der Population erachte ich als wichtige und relativ verlässliche Befunde die Kenngrössen für die saisonal abhängigen, durchschnittlichen Aktionsradien und die Hinweise auf eine von bestimmten Standorten bzw. von potentiellen Sozialpartnern ausgehende Attraktion. Diese beiden Einflüsse üben eine konträre Wirkung auf die räumliche Anordnung der Individuen aus. Felder, auf denen sich Hasen treffen, oder aber die sich bildenden Gruppen können als Netzepunkte der "Interaktionsströme" innerhalb der Population wesentliche Elemente im Populations-Verteilungsmuster sein. Gruppen als soziale Einheiten

(BROWN & ORIAN, 1970) wären nach dieser Vorstellung die Zentren, bzw. die Felder mit Hasengruppen die zentralen Orte zeitabhängiger Interaktionsfelder. Solche Zentren üben eine anziehende Wirkung aus, die theoretisch in Verteilungen ohne endliche Begrenzung mit einem sehr steilen Abfall in der Nähe der Zentren und einem sehr langsamen, asymptotischen Auslaufen nach aussen zum Ausdruck kommen (HAGGETT 1973). Solche als leptokurvische, lognormale bivariate Verteilungen bezeichnete Verteilungen fanden sich sowohl bei den Individualdistanzen wie bei den Abständen zwischen den individuellen Standplätzen. Der Anziehungskraft sozialer Zentren ausserhalb der individuellen Aktionsräume wirken die beschränkten Aktionsradien entgegen. Innerhalb seines individuellen Aktionsradius kann sich ein Hase jedoch nach den sozial attraktiven Zentren ausrichten. Entstehen auf einem Nahrungsplatz Hasengruppierungen, so ziehen diese nach MERZ (1976) Hasen aus dem Umfeld an, und zwar umso stärker, je grösser die Gruppierung ist. Zwischen den sozial attraktiven Standorten entstehen somit im Extremfall "hasenleere" Räume. Nimmt man an, dass die negativ mit der Distanz korrelierte Attraktion auf die Bildung von grossen Gruppierungen wirkt ("Hasenbalz" nach SCHNEIDER, 1979), so bilden sich Gruppen an einem Standort umso eher, je mehr Hasen diesen Standort erreichen können. Die Erreichbarkeit hängt von den individuellen Aktionsradien ab. Diese werden möglicherweise von den Individuen voll ausgenutzt, um sich der momentan attraktivsten Gruppierung anschliessen zu können. Bilden sich die sozial attraktiven Gruppierungen in einer räumlichen Anordnung, die einem Maximum von Hasen auf möglichst geringer Distanz den Anschluss erlauben, so entsteht im Idealfall ein regelmässiges Verteilungsmuster der Gruppierungen mit Abständen in der Grösse der individuellen Aktionsradien (vgl. Abb. 37).

5.5. Zusammenfassung

- Die Häufigkeitsverteilung der Individualdistanzen lässt auf eine ausgeprägte, möglicherweise von jedem Individuum als potentielltem Sozialpartner ausgehende Attraktion zwischen benachbarten Hasen auf mehr oder weniger homogenen Arealen von 160 - 220 m Durchmesser schliessen. Dieser Durchmesser entspricht der Längenausdehnung bei den meisten Feldern in der Selzacherwiti. Bei der Auswertung wurden benachbarte Hasen, die durch hochwüchsige Vegetationsstreifen voneinander getrennt waren, nicht berücksichtigt, da angenommen wurde, dass bei einer Wuchshöhe von mehr als

45 cm die Kommunikation zwischen den Individuen beschränkt ist. Dies ist jedoch lediglich eine Vermutung, sodass der gefundene Attraktions-Wert von $\bar{a} = + 0.68$ sich aussagemässig hauptsächlich auf die Art der distanzmässigen Beziehungen zwischen Hasen beschränkt, die sich auf dem gleichen Feld aufhalten. Im weiteren beschränkt sich der Befund auf die Verhältnisse während der nächtlichen Aktivitätsphase im Juli.

- Die Häufigkeitsverteilung der Nachbarabstände zwischen Hasen, bei denen soziale Interaktionen beobachtet werden konnten, lässt sich mit einem Attraktionswert von $\bar{a} = + 1.75$ charakterisieren. Die bei sozial sich verhaltenden Hasen im Durchschnitt kürzeren Nachbarabstände als bei den nicht sozial aktiven Individuen waren zu erwarten und ermöglichten die Unterscheidung zwischen sozial gruppierten, tendenziell gruppierten und nicht gruppierten Hasen.
- Ein Vergleich zwischen den Häufigkeitsverteilungen der Nachbarabstände von sozial aktiven und von nicht sozial aktiven Individuen führte zu folgenden Schätzwerten für die Sozialdistanz:

enge Definition: Sozialdistanz = 25 Meter

extensive Definition: Sozialdistanz = 50 Meter

Grenzwert: 70 Meter

- Die Sozialdistanz diente der Abgrenzung von sozialen Gruppen und Tendenzgruppen:

"soziale Gruppe": Distanz von einem Gruppenmitglied zum nächsten
= max. 25 m

Tendenzgruppe: Distanz von einem Gruppenmitglied zum nächsten
= max. 70 m

pauschale Gruppendifinition: Nachbarabstand max. 50 Meter.

- Die Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen den beobachteten Standplätzen eines Individuums kann mit dem gleichen Attraktionswert wie bei den Individualdistanzen charakterisiert werden. Dies erklärte ich wie MERZ (1976) damit, dass Gruppen primär an nahrungsgünstigen Standorten entstehen, an welche das Individuum eine besonders starke Bindung zeigt. Das individuelle Verteilungsmuster wird somit durch die gleiche sozio-ökologische Komponente beeinflusst wie die Charakteristik der Individualdistanzen.

- Der individuelle Aktionsradius ist anhand der Häufigkeitsverteilungen der Abstände zwischen den Standplätzen eines markierten Hasen einfacher und verlässlicher zu bestimmen als die Fläche des von einem Individuum genutzten Gebietes. Der Radius kann dort, wo die Häufigkeitsverteilung gegen Null strebt, abgegrenzt werden. In den vorliegenden Daten lagen 3 % der Abstände ausserhalb dieses Bereichs. Aufgrund der Häufigkeitsverteilungen von 97 % der Abstände schätzte ich den mittleren individuellen Aktionsradius wie folgt:

Aktionsradius während eines Jahresabschnittes: im Durchschnitt 325 m.

Aktionsradius im Verlaufe eines ganzen Jahres: im Durchschnitt 515 m.

Bei den beobachteten Tieren hatten die Häsinnen im Durchschnitt einen kleineren Aktionsradius als die Rammler. Da die Zahl der beobachteten markierten Hasen sehr gering war, darf dieses an sich signifikante Resultat nicht überbewertet werden.

- Bei einzelnen Hasen liessen sich Migrationsbewegungen feststellen, so vor allem bei ausgesetzten Importhasen, welche in benachbarte Gebiete auswanderten. Es wurden Migrations-Distanzen innerhalb des Untersuchungsgebietes von max. 1800 m und Emmigrations-Distanzen von max. 2400 m ermittelt. Interessant ist, dass zwei Drittel der ausgesetzten Importhasen im Untersuchungsgebiet verblieben, das im Vergleich zu den benachbarten Gebieten einen überdurchschnittlich hohen Hasenbestand aufwies.
- Zwischen Juli und Oktober zeigten die markierten Hasen spezifische Fortbewegungsmuster in den Standplatzwechseln von einer Beobachtungsnacht zur nächsten. Die Dislokationsrichtungen weisen einen zirkulären Trend auf. Die variable Aufenthaltsdauer auf einem Feld, d.h. die Zeitspanne in Tagen, während der ein Individuum immer wieder auf dem gleichen Feld beobachtet wurde, kann im Zusammenhang mit der Häufigkeit sozialer Kontakte an einem Standort interpretiert werden. Eine durch das Sozialverhalten bedingte Struktur der individuellen Standplatz-Verteilungsmuster scheint bei den Häsinnen, nicht aber bei den Rammlern zum Ausdruck zu kommen. Allgemein scheint ein Zusammenhang zwischen der Zahl der Standorte, die innerhalb von sozialen Gruppen beobachtet wurden, und der Grösse der individuellen Aktionsradien zu bestehen. Bei den Hasen mit durchschnittlichen Radien wurden innerhalb der individuellen Standplatzmuster etwa 40 % der Stand-

plätze in sozialen Gruppen beobachtet. Bei grossen Aktionsradien ist eine Abnahme der prozentualen Häufigkeit sozialer Standplätze in den peripheren Aufenthaltsgebieten festzustellen. Obwohl wegen der geringen Anzahl beobachteter Fälle eine gesicherte Aussage nicht möglich ist, so steht doch fest, dass im Umkreis von 800 m von den häufig frequentierten Arealen in den individuellen Aktionsräumen die prozentuale Häufigkeit sozialer Standplätze mit relativ geringen Schwankungen in allen Distanzklassen gegen 40 % beträgt. Die Häufigkeit "sozialer" Standplätze ausserhalb dieses Distanzbereichs (Randbereich der individuellen Aktionsräume) liegt signifikant unterhalb des Erwartungswertes. Aufgrund dieses Befundes schätzte ich das "soziale Areal" des einzelnen Hasen im Mittel mit einem Durchmesser von maximal 850 m.

- Der Distanzgradient von 300 - 400 m in der Verteilung der sozialen Standplätze bei Häsinnen gibt Anlass zur Vermutung, dass die sozialen Standorte möglicherweise tendenziell regelmässig angeordnet sind. Der Eindruck von regelmässiger Verteilung der Standplätze könnte aber auch dadurch entstehen, dass die beobachteten Hasen sich im Verlaufe von Wochen um nicht beobachtbare, potentiell deckungsgebende Kulturen herum bewegten. Dies bewirkt auch die tendenziell circuläre Dislokationsrichtung beim Wechsel von einem Standort zum nächsten. Es ist anzunehmen, dass die Hasen jeweils nach der nächtlichen Aktivitätsphase in solchen deckungsgebenden Feldern verschwanden und in der Nacht am nächsten Standort wieder auftauchten. Während der aktiven Phase konnte bei adulten Hasen keine distanzmässige Bindung an bestimmte Felder mit hochwüchsiger Vegetation festgestellt werden. Hingegen liess sich bei den subadulten Hasen eine altersabhängige Bindung an Maisfelder nachweisen.

6. Jahreszeitliche Verteilungsmuster einer Feldhasenpopulation

6.1. Einleitung

Verschiedene Autoren machen darauf aufmerksam, dass das Verteilungsmuster von Feldhasenpopulationen jahreszeitlichen Veränderungen unterworfen ist. Ein entscheidender Faktor ist die Landwirtschaft. Nach FRYLESTAM (1980) bestimmt die Art des Landbaus weitgehend die Nahrungsbedingungen für Feldhasen. Bei gemischtem Feldbau mit variabler Fruchtfolge sind geeignete Nahrungsplätze während des ganzen Jahres vorhanden, so in einem seiner Untersuchungsgebiete. Im Februar sowie von Juni bis Oktober stellte er teils markante Unterschiede in den Präferenzen für verschiedene Kulturen fest, währenddem im April und Mai die Präferenzen relativ ausgeglichen waren. Nach PIELOWSKI (1966) sind im Herbst nach der Ernte auf verschiedenen Kulturen starke Häufigkeitsveränderungen beim Hasen feststellbar. Während dieser Zeit kann auch eine erhöhte Fluchttendenz beobachtet werden. Das Verteilungsmuster der Hasen stabilisiert sich von Dezember bis April in zunehmendem Masse. In mehreren aufeinanderfolgenden Jahren stellte er jeweils in der Zeit von Mitte Dezember bis Mitte Januar eine auf allen Kulturen und Ackerflächen (mit Ausnahme der Felder in Dorfnähe) ähnliche Siedlungsdichte der Hasen fest. Im weiteren gelang es ihm nachzuweisen, dass in waldnahen Gebieten im Januar ein beachtlicher Teil der Hasen aus dem Feld in den Wald umsiedelt. Die Rückkehr ins Feldgebiet erfolgt nach seinen Beobachtungen im März / April, also zur Zeit des beginnenden Vegetationswachstums. Gesamthaft gesehen zeigen diese Befunde, dass das Verteilungsmuster einer Hasenpopulation stark durch die jahreszeitlich sich verändernden ökologischen Bedingungen beeinflusst wird.

Verteilungsmusterveränderungen können aber auch teilweise mit der Dynamik der Fortpflanzungsaktivität des Hasen im Jahresverlauf erklärt werden. JEZISKI (1972) vermutete einen Zusammenhang zwischen den saisonalen Unterschieden in der Aggregationstendenz und der Fortpflanzungsaktivität. Die ausgeprägtesten Aggregationen beobachtete er in den Monaten Januar bis März. Dies ist bekanntlich die Zeit, in der besonders häufig rammelnde Hasen gesehen werden. Februar und März waren im übrigen die einzigen Monate, in denen ich im Untersuchungsgebiet auch bei Tag - meist sozial aktive - Hasen beobachten konnte. Je nach Witterung kann die Fortpflanzungsaktivität etwas

früher oder später einsetzen, doch folgt sie generell den physiologischen Voraussetzungen. Nach MOELLER (1980) erreichen adulte Rammler ihre höchste Fortpflanzungsaktivität generell in der Zeit von Februar bis Mai, wogegen im Oktober eine weitgehende "Fortpflanzungsdepression" eintrete, die in der Regel bis im Dezember anhalte. Die von MOELLER als Zeitabschnitt mit geringer bis fehlender Fortpflanzungsaktivität bezeichnete Saison stimmt mit den Monaten überein, in denen PIELOWSKI (1966) zuerst eine instabile und anschliessend eine sehr ausgeglichene Häufigkeitsverteilung der Hasen auf den verschiedenen Kulturen beobachtete. MOELLER gibt an, dass Häsinnen durchschnittlich einen Monat später fortpflanzungsbereit werden als Rammler. Alte Häsinnen werden nach seinen Beobachtungen im Februar zu 60 % fast gleichzeitig gravid.

Die Befunde der erwähnten Autoren machen deutlich, dass bei der Verteilungsmusteranalyse die saisonalen Einflüsse konsequent berücksichtigt werden müssen. Dies heisst, dass die Verteilungsmuster getrennt für jede Saison betrachtet und beurteilt werden sollen. Ein Vergleich der saisonalen Verteilungsmuster ist zudem nur statthaft, wenn in jeder Saison alle Individuen einer lokalen Population erfasst wurden. Das Beobachtungsmaterial aus der Selzacherwiti erfüllte diese Voraussetzung relativ gut. Der Populationsraum liess sich sinnvoll abgrenzen und enthält keine Waldparzellen, sodass der Einfluss des Waldes nicht geprüft werden musste. Die vielfältige landwirtschaftliche Parzellierung mit gemischten Kulturen erlaubte die Annahme einer ziemlich zufälligen Verteilung der vom Hasen bevorzugten Kulturfelder. Da auch keine markanten topographischen Strukturen das Gebiet prägen, erwartete ich, dass allfällige soziale Komponenten in den saisonalen Verteilungsmustern der Hasen relativ deutlich zu Tage treten. Aufgrund meiner Erkenntnisse über das individuelle Raumverhalten des Feldhasen im gleichen Gebiet prüfte ich hauptsächlich, ob und zu welchen Jahreszeiten die gefundenen distanzmässigen Kenngrössen des individuellen Raumverhaltens im Verteilungsmuster der Population zum Ausdruck kommen. Im Hinblick auf die zitierten Erkenntnisse anderer Autoren prüfte ich zudem die Hypothese, dass sich das Verteilungsmuster der Hasen in der Selzacherwiti ähnlichen seasonspezifischen Veränderungen unterworfen ist. Vor allem in den Monaten mit höherer Fortpflanzungsaktivität erwartete ich eine ausgeprägte Tendenz zu räumlich regelmässiger Anordnung von Hasengruppierungen.

6.2. Datenmaterial und Auswertungsmethodik

6.2.1. Datenmaterial

Für die Analyse der saisonalen Verteilungsmuster standen 44 zeitliche Stichproben aus der Selzacherwiti zur Verfügung, nämlich die Resultate von 10 nächtlichen Taxationen im Herbst und Winter, 12 im Frühling und 22 im Sommer. Insgesamt wurden 3394 Hasen-Standplätze protokolliert. Die Auswertungen betreffen den Zeitraum vom 21.3.1973 - 26.3.1975. Zu Beginn des Jahres 1973 wurden 2 Spurenzählungen in der schneebedeckten Selzacherwiti durchgeführt.

6.2.2. Auswertungsmethodik

Abgrenzung des Populationsraumes

Da die Selzacherwiti kein geschlossenes Areal ist, stellte sich als erstes das Problem der räumlichen Abgrenzung der ansässigen Feldhasenpopulation. Um ein grobes Bild vom Verteilungsmuster der Hasen und der Bewegungen über die Grenze des Untersuchungsgebiets hinaus zu erhalten, benutzte ich die Daten der Spurenaufnahme im Schnee. Bei der Datenaufnahme waren das ganze Untersuchungsgebiet sowie die nördlich angrenzenden Felder erfasst worden. Sie erfolgte nicht flächig, sondern mittels Transekten, die in W-E-Richtung in der Mitte der Felder abgesritten wurden. Bei der Auswertung ordnete ich die Zahl der ermittelten Hasenspuren den entsprechenden Wegnetzfeldern zu und relativierte die Spurenhäufigkeiten, indem ich sie durch die Länge der Transekt-Abschnitte dividierte. So erhielt ich für jedes Wegnetzfeld ein Mass für die lokale Aktivität der Hasen. Das Datenmaterial vom 28.1.1973 umfasste dank dem damals herrschenden langanhaltenden kalten Wetter praktisch alle Spuren der vergangenen Woche und bot keine Auswertungsprobleme. Bei der Spurenzählung vom 20.2.1973 berücksichtigte ich in der Auswertung 3 Kategorien. Da damals in der vorhergehenden Nacht leichter Schneefall einsetzte, konnte ich zwischen nächtlichen Spuren, Spuren aus der Dämmerungszeit und Tagspuren unterscheiden. Anhand der Spurenverteilung ermittelte ich qualitativ die allgemeine Begrenzung des Verteilungsmusters der Population. Die Grenze verlief im Norden entlang von Hauptstrasse und Bahnlinie. Ich prüfte deshalb den Einfluss von Strassen und anderen linearen Strukturen (Waldrand, Gebüschrand) auf das Bewegungsverhalten der Hasen. Dazu verwendete ich die Werte, die ich durch Messen der Schrittbilder von Hasenspuren in verschiedenen

Abständen zu solchen Strukturen ermittelt hatte (vgl. Kap. 4.5.). Die Stichprobenzahl war mit 4-8 verschiedenen Hasenspuren pro Struktur sehr gering. Dennoch verzichtete ich nicht auf eine quantitative Auswertung, weil die Trends in der Veränderung der Schrittbildgrösse (entsprechend der Veränderung der Bewegungsgeschwindigkeit der Hasen) im Bereich der Strukturen fast immer gleich waren. Als Distanzeinheiten definierte ich die Zahl der Hasenschritte zur untersuchten Struktur und berechnete die durchschnittliche Schrittbildlänge pro Distanzeinheit aus den verschiedenen erfassten Spuren pro Struktur. Die Trends in der Veränderung dieser Durchschnittswerte in Abhängigkeit von der Distanz zu einer bestimmten Struktur prüfte ich mit einem Differenzen-Iterationstest nach WALLIS und MOORE (in SACHS 1974). Aufgrund der Spurenverteilung im Bereich der Selzacherwiti sowie den Erkenntnissen über das Verhalten der Hasen gegenüber Strassen grenzte ich den Populationsraum für die weitere Auswertung ab. Die Grenzen sind im Süden und Osten durch die Aare, im Westen und Nordwesten durch die Ueberbauung Altreu-Selzach absolut gegeben; im Norden kann eine relative Grenzlinie entlang des Bahndammes gezogen werden, der zusammen mit der nördlich davon parallel verlaufenden Hauptstrasse eine offensichtlich ziemlich starke ausbreitungshemmende Wirkung für die Hasen der Selzacherwiti hat. Hinweise auf die Häufigkeit von Uebertritten über diese Grenze ergaben sich aus der Auswertung der Fallwildstatistik des Jagdreviers. Ich ermittelte die Häufigkeit der auf der Hauptstrasse und der Bahnlinie überfahrenen Hasen sowohl getrennt nach Monaten als auch nach Wochentagen. Die jahreszeitlichen Unterschiede in der Fallwildhäufigkeit erachtete ich als relatives Mass für seasonspezifische Veränderungen im Raumverhalten der Hasen (vor allem Häufigkeit von Immigrations- bzw. Emmigrationsbewegungen), die Unterschiede zwischen Wochentagen primär als Funktion der Verkehrsfrequenz.

Jahreszeitliche Schwerpunkte im Verteilungsmuster

Ich unterteilte den definierten Populationsraum in 6 Einheiten A-F (Abb. 1b) und ermittelte für jede der 44 Flächentaxationen die je Einheit beobachtete Anzahl Hasen. Aus diesen Werten errechnete ich die relativen Anteile der fern von zivilisatorischen Strukturen bzw. nahe beim Aareufer liegenden Areale (Summe der Werte der Einheiten D, E und F) am Total der je Taxation gezählten Hasen. Die resultierenden Werte Q setzte ich in Beziehung zum

zeitlichen Verlauf eines Jahres. Die Werte einiger Taxationen, die schon während der Dämmerung gestartet worden waren, wurden als nicht repräsentativ weggelassen.

Saisonale Konstanz im Verteilungsmuster der Population

Um ein Mass für die Aehnlichkeit der in aufeinanderfolgenden Taxationen beobachteten Häufigkeitsverteilungen der Hasen im Populationsraum zu erhalten, verglich ich die Zählwerte in den Einheiten A-F je Taxation mit den entsprechenden Werten der darauffolgenden Taxation. Die berechneten Korrelationskoeffizienten verwendete ich für die Beurteilung der Stärke der Verteilungsmusteränderungen in den Zeitabschnitten zwischen den einzelnen Taxationen.

Aggregationen im Verteilungsmuster der Population

Als erstes untersuchte ich die saisonalen Verteilungsmuster in der Selzacherwiti sowie zu Vergleichszwecken das Hasenverteilungsmuster einer Saison im Aarefeld, einem südöstlich der Witi an die Aare grenzenden flachen Feldareal, nach der Methode von IWAQ (1972). Ich unterteilte die beiden Gebiete in Quadrate von 100 m Seitenlänge und summierte je Quadrat alle beobachteten Hasenstandplätze in der Selzacherwiti getrennt für die Taxationsserien im März, April und Juli 1973 sowie für die Taxationsserie im Aarefeld im Juni - Juli 1973. Durch schrittweise Vergrösserung der Einheitsfläche, d.h. durch Zusammenfassung der Flächeneinheiten, kann festgestellt werden, bei welchem Raster der Ballungsindex von IWAQ (aus MUEHLENBERG, 1976) auf eine geklumpete oder auf eine regelmässige Verteilung hinweist. Die Grösse einer Aggregation lässt sich an einem plötzlich gegen 1 absinkenden p-Wert erkennen.

Berechnung des Ballungsindex p:

$$p = \frac{m_{ci} - m_{ci-1}}{\bar{x}_i - \bar{x}_{i-1}}$$

wobei $\bar{x}$ = mittlere Individuenzahl in Flächeneinheiten

$$m_c \text{ (mean crowding)} = \bar{x}_i + \left[\frac{s_i^2}{\bar{x}_i} - 1 \right]$$

s^2 = Varianz der Individuenzahlen in den Flächeneinheiten

i = Flächeneinheit variiert Grösse

Für die Berechnungen wurde i variiert:

$i = 1$: kleinste Flächeneinheit des Quadratrasters

$i = 2$: 2 x Seitenlänge der kleinsten Einheit

etc.

$p \approx 1$ bedeutet, dass die Verteilung bei einer bestimmten Einheitsfläche einer Zufallsverteilung entspricht.

Vergleich der beobachteten saisonalen Verteilungsmuster mit theoretischen Verteilungsmustern

Um eine möglichst genaue Beschreibung der saisonalen Verteilungsmuster zu erhalten, quantifizierte ich die kartierten Standplatz-Verteilungsmuster durch Ausmessen aller Distanzen zwischen Gruppen einerseits und individuellen Standplätzen gruppierter und nichtgruppierter Hasen andererseits. Ich benutzte Gruppen (Definitionen, vgl. Kap. 5.3.1.) als Messpunkte, um eine allfällige soziale Komponente stärker zu gewichten, und ermittelte mit Hilfe einer Kreisraster-Folie mit 100 m-Distanzintervallen die Häufigkeiten von gruppierten und nicht gruppierten Individuen pro Distanzklasse im Abstand zu den Messpunkten. Zu Vergleichszwecken erarbeitete ich verschiedene, auf bestimmten Annahmen basierende theoretische Verteilungsmuster und wertete sie in gleicher Weise aus. Folgende Modellannahmen wurden den beobachteten Verteilungsmustern gegenübergestellt:

- Verteilungsmuster, basierend auf zufällig verteilten Punkten.
- Radiusmodell RM-325: Annahme, dass sich der Aktionsradius von 325 m, der im Juli bei nichtmigrierenden markierten Hasen gefunden wurde, im Verteilungsmuster der Population manifestiert.
- Radiusmodell RM-425: Annahme, dass sich das bei Individuen gefundene, mit einem Durchmesser von 850 m (Radius = 425 m) "soziale Areal" im Verteilungsmuster der Population ausprägt.
- Radiusmodell RM-450: Annahme, dass der bei längerfristigen Beobachtungen für die Kerngebiete der individuellen Aktionsräume ermittelte Radius von 450 m sich in der Raumstruktur der Population auswirkt.
- Radiusmodelle RM-650 und RM-850: Sie entsprechen den RM-325 und RM-425, basieren jedoch nicht auf den Radien, sondern auf den Durchmessern. Hier wird angenommen, dass sich die Attraktion von Hasengruppierungen auf eine Distanz in der Größenordnung des durchschnittlichen individuellen Radius

auswirkt. Somit entstünden zwischen benachbarten Aggregationen Räume mit wenig Hasen von der Breite des doppelten Radius.

Diese theoretischen Punktmuster wurden erstellt unter Berücksichtigung einer von regelmässig im Raum angeordneten Zentren ausgehenden Attraktion vom Wert $\bar{a} = + 0.68$, welcher anhand der Häufigkeitsverteilung der Individualdistanzen zwischen Hasen geschätzt wurde. Praktisch ging ich folgendermassen vor: Für jede Modellannahme zeichnete ich zuerst in eine Gebietskarte Punkte mit den angenommenen Nachbarabständen ein. Sodann fügte ich um diese Punkte weitere Punkte hinzu, und zwar in mit zunehmender Distanz vom zentralen Punkt abnehmender Häufigkeit entsprechend der Häufigkeitsabnahme bei einem Attraktionswert von 0.68.

Für jedes Verteilungsmuster fasste ich die gemessenen Werte von allen Messpunkten in Distanzklassen zusammen. Die Klassenwerte bei den beobachteten Verteilungsmustern sowie bei den Radiusmodell-Verteilungsmustern relativierte ich, indem ich sie durch die entsprechenden Klassenwerte zufällig verteilter Punkte dividierte (Q). Da die Anzahl der beobachteten Standplätze nicht der Punktezahl bei den theoretischen Verteilungsmustern entsprach, logarithmierte ich alle Werte ($\ln Q$), um die Häufigkeitsverteilungen besser vergleichen zu können.

6.3. Resultate

6.3.1. Abgrenzung des Populationsraumes

Schon während der Beobachtungsphase erhielt ich den Eindruck, dass der optisch als Begrenzung wirkende Bahndamm sowie die etwa 100 m nördlich dazu in paralleler Richtung verlaufende, stark befahrene Verkehrsstrasse Solothurn-Biel (Abb. 1) eine ausbreitungshemmende Wirkung auf die Hasenpopulation der Selsacherwiti haben. Ähnlich wirksam schien auch der enge Durchgang Richtung Osten zu sein. Verschiedene Beobachtungen stützen diese Vermutung. Zum Beispiel war die Hasendichte im östlich angrenzenden Feldgebiet in den Untersuchungsjahren mit etwa 15 Hasen/100 ha sehr viel geringer als in der Selsacherwiti mit 25-30 Hasen/100 ha im Frühjahr, sodass kaum ein dichteaustauschender Austausch zwischen den beiden Gebieten anzunehmen ist. Ein Austausch über die Aare hinweg ist sehr unwahrscheinlich, obschon während einer Treibjagd ein Hase sich ins Wasser flüchtete und schwimmend das Ufer beim südlich angrenzenden Aarefeld erreichte. Ein Austausch mit dem im Westen liegenden Feldgebiet durch die relativ kompakte Ueberbauung Altreu soll zwar

laut mündlichen Aussagen Ortskundiger in geringem Ausmass gelegentlich vorkommen, doch kann man dabei kaum von einem eigentlichen Austausch zwischen den beiden Populationen sprechen. Die markierten Hasen verblieben - abgesehen von den eindeutig emigrierenden Individuen - innerhalb der eingangs skizzierten Gebietsgrenzen (Tab. 4). Die migrierenden Hasen verliessen das Gebiet vor allem Richtung Norden über den Bahndamm und die Verkehrsstrasse. Nur ein Emigrant wurde westlich von Altreu beobachtet, ein anderer im östlich liegenden Feldgebiet, wobei letzterer wieder in die Selzacherwiti zurückkehrte (s. auch Abb. 7). Die verbliebenen markierten Hasen wurden höchstens in Einzelfällen und nur in unmittelbar angrenzenden Arealen ausserhalb der Selzacherwiti beobachtet.

Während meinen nächtlichen Beobachtungen stellte ich immer wieder fest, dass Hasen an Grenzlinien zwischen verschiedenen Kulturtypen oder Vegetationszonen von unterschiedlicher Wuchshöhe Halt machten. Oft verharrten auf den Wegen flüchtende Tiere vor dem Abzweigen in die Felder einen Moment unbeweglich am Wegrand. Da ich nicht sicher war, ob die vom Scheinwerfer stark beleuchteten Vegetationsränder dem Hasen undurchdringlicher erscheinen und als vermeintliche Hindernisse tempovermindernd wirken, prüfte ich den Effekt von Strassen, Wegen, Wald- und Heckenrändern auf das Bewegungsverhalten ausserhalb des Beobachtungsgebietes. Die Längenveränderungen bei den Schrittbildern von Hasenspuren, die über derartige Strukturen hinwegführen, zeigen, dass ein Effekt besteht. Aus Abb. 18 geht hervor, dass die ausgemessenen Hasenspuren bei der Annäherung an eine Struktur auf eine starke Geschwindigkeitsabnahme schliessen lassen. Nach Ueberqueren der Struktur nimmt die Geschwindigkeit entsprechend zu. Obwohl die erwähnten Strukturen keinen Hindernischarakter haben, wirken sie sich offenbar tempovermindernd aus. Die qualitativ stärkste "Hemmwirkung" wurde bei Waldrändern festgestellt, und zwar sowohl beim Eintritt als auch beim Austritt. Fast gleich stark war der Effekt bei Hecken. Bei Strassen und Wegen scheinen die Geschwindigkeitsveränderungen je nach Breite und Befahrenheit unterschiedlich ausgeprägt zu sein. Interessant ist, dass ein Effekt selbst bei einem schmalen Feldweg auftrat, der unter einer unberührten Schneedecke kaum sichtbar war. Ein Differenzenvorzeichen-Iterationstest nach WALLIS und MOORE (in SACHS 1974) ergab bei allen Strukturen einen signifikant nicht-zufälligen Trend bezüglich der Veränderungen der Schrittbildlängen im Bereich der einzelnen Strukturen. Daraus folgerte ich,

dass Strassen, breitere Wege sowie Gehölzstreifen unter gewissen Voraussetzungen als Begrenzung von Populationsräumen angenommen werden können.

Auch wenn Bahndamm und Hauptstrasse als nördliche Grenze des Populationsraumes "Selzacherwiti" definiert werden können, so handelt es sich gleichwohl um eine offene Grenze. Die Häufigkeitsverteilung der Hasenspurten im Schnee im Januar/Februar 1973 zeigt einerseits ein inhomogenes Verteilungsbild im Populationsraum selbst, andererseits eine klar erkennbare eng begrenzte Zone, wo eine grössere Anzahl Spuren unmittelbar beidseits der Gebietsgrenze gefunden wurde (Abb. 19 a-d). Die Spurenanalyse vom 28.1.1973 (Abb. 18a) ergibt ein repräsentatives Bild der raumbezogenen Aktivität der ansässigen Population. Die höchste Spurendichte wurde im mittleren und südlichen Teil des Gebietes festgestellt. Nur im nordöstlichen Teil, wo die Spurendichte beidseits der Gebietsgrenze ähnlich hoch war, fanden sich neben quer verlaufenden Spuren auch solche, die über den Bahndamm ins Nachbargebiet führten. Dabei handelte es sich um wenige Einzelfälle und ausschliesslich um Spuren Richtung N. Ein Uebertritt von aussen ins Untersuchungsgebiet konnte nicht belegt werden. Es macht den Anschein, dass diese Verbindung nach aussen mit dem Ereignis beim "Aarehof" zusammenhängt, das an sich einen kanalisierenden Effekt haben dürfte und eventuell den Uebertritt über den Bahndamm positiv beeinflusst. Auffallend ist auch, dass die externen wie internen Felder entlang der nördlichen Gebietsgrenze über weite Strecken eine sehr geringe Spurendichte aufwiesen. Ein ähnliches Bild erhielt ich am 20.2.1973. Bei dieser Spurenanalyse resultierten zusätzliche Informationen, da in der vergangenen Nacht leichter Schneefall einsetzte. Dadurch konnten die unter der Schneedecke nur noch schwach erkennbaren Spuren der nächtlichen Aktivität, die erst leicht verdeckten Spuren aus den frühen Morgenstunden und die frischen Spuren der bei Tageslicht noch aktiven Hasen verlässlich unterschieden werden. In Abb. 18b ist die im Januar gefundene relativ hohe Spurendichte im nordöstlichen angrenzenden Gebiet qualitativ ebenfalls erkennbar. In der Spurenverteilung der frühen Morgenstunden (Abb. 18c) wurden keine Spuren jenseits der Grenzen gefunden, hingegen einzelne von Hasen, die bei Tag aktiv waren. Bei den am Tage im Untersuchungsgebiet noch aktiven Hasen handelte es sich ausschliesslich um rammelnde Gruppen.

Der Austausch mit dem nördlich der begrenzenden Verkehrsstrukturen liegenden Nachbargebiet findet seinen Ausdruck in einem gewissen Mass in der Zahl der jährlich auf Schienen und Strasse überfahrenen Feldhasen. Wie die Fallwildstatistik des Revieres für die Jahre 1969-1973 (Abb. 20a) zeigt, ist die Zahl der überfahrenen Hasen in den Monaten März bis Mai überdurchschnittlich hoch. Möglicherweise ist dies ein Hinweis auf eine in dieser Jahresperiode höhere Zahl von Grenzübertritten oder einen intensiveren Austausch zwischen den benachbarten Populationen. Ob es sich bei den überfahrenen Tieren um Individuen aus der Selzacherwiti handelt, ist nicht zu sagen. Die monatlichen Schwankungen der Fallhasen-Häufigkeit weichen signifikant von Zufallsmässigkeit ab ($\chi^2 = 88.193$; d.f. 10; $p < 0.01$). Die Unterschiede lassen sich höchstens teilweise mit der saisonal unterschiedlichen Verkehrsintensität begründen; sie zeigen eher einen durch das Raumverhalten der angrenzenden Hasenpopulationen bedingten Effekt an. Anders bei den Unterschieden zwischen verschiedenen Wochentagen (Abb. 19b). Fasst man die im Zeitraum 1969-73 auf Schiene und Strassen tot aufgefundenen Hasen anzahlmässig nach Wochentagen zusammen, so ergibt sich eine signifikant von Zufallsmässigkeit abweichende Häufigkeitsverteilung auf die verschiedenen Tage ($\chi^2 = 28.579$; d.f. 6; $p < 0.01$), welche möglicherweise auf die Unterschiede in der Verkehrsfrequenz zurückgeführt werden kann. Quantitative Erhebungen wurden keine gemacht, doch weiss ich von eigenen Beobachtungen während dreier Jahre, dass auf der Hauptstrasse ab Freitagabend ein zum Teil starker und schneller Wochenendverkehr herrschte. Am Montag setzte jeweils sehr früh ein überdurchschnittlicher Lastwagenverkehr ein. Da Hasen mit Sicherheit keine wochentagabhängige Aktivität zeigen, widerspiegeln die Fallwildzahlen u.a. Unterschiede in der Dichte und Schnelligkeit des Autoverkehrs. Entsprechend der viel höheren Verkehrsfrequenz auf der Strasse wurden die meisten der 119 in den betreffenden 5 Jahren aufgefundenen Hasen auf der Strasse überfahren und nur wenige auf den Bahngeleisen. Ueber die tageszeitliche Häufigkeitsverteilung des Fallwildes waren keine Daten vorhanden.

Aufgrund der Befunde über das individuelle Bewegungsverhalten an Grenzlinien und das Verteilungsmuster der Hasenspuren kann der Populationsraum mit einiger Sicherheit definiert werden. Aus der Analyse der mit Scheinwerfern beobachteten Standplätze ergaben sich keine Widersprüche bezüglich folgender Abgren-

zung des Populationsraumes "Selzacherwiti": Aare, Dorfrand Altreu und Selzach, Bahnlinie entlang der Nordgrenze der Selzacherwiti und engste Stelle zwischen Bahnlinie und Aare östlich der Selzacherwiti (Abb. 1a). Die im Vergleich zur Hasendichte in der Selzacherwiti verhältnismässig geringe Dichte in den unmittelbar jenseits der "offenen" Grenzen im Norden und Nordosten des so definierten Populationsraumes rechtfertigt die Annahme, dass kein ungehinderter Austausch über die Grenzlinien stattfindet. Am deutlichsten konnte ich dies in jenen Jahreszeiten feststellen, wo die Hasendichte in allen Teilarealen der Selzacherwiti ungefähr gleich gross war, das Dichteniveau diesseits und jenseits der Grenzen hingegen gänzlich verschieden.

Analog grenzte ich das Aarefeld ab, welches später als Vergleichsgebiet behandelt wird. Dieses rund $1,5 \text{ km}^2$ grosse Feldgebiet S-E. der Selzacherwiti (Abb. 23) ist durch die Aare, eine Bahnlinie, den Dorfrand Nennigkofen und eine enge Stelle zwischen Bahnlinie und Aare als Populationsraum abgrenzbar.

6.3.2. Jahreszeitliche Schwerpunkte im Verteilungsmuster

Zuerst prüfte ich die Frage, ob bestimmte Teilareale (Abb. 1b) in gewissen Jahreszeiten bevorzugt werden. Bereits aufgrund der Resultate aus den Spurenanalysen vom Januar und Februar 1973 hegte ich die Vermutung, dass sich die Population im Winter in den südlichen Teil des Gebietes verlagert. Dieser Teil liegt einerseits näher am Aareufer, welches mit Büschen bewachsen ist, und andererseits weiter entfernt von den Verkehrsstrukturen und der überbauten Zone. Da die Winternahrung ähnlich wie im Sommer über das ganze Gebiet verteilt ist und Deckungen im Winter mit Ausnahme der Uferbüsche allgemein fehlen, kann ich lediglich die groben Eigenschaften "kulturfern" bzw. "deckungs- und ev. äsungsreichere Uferzone" zur Interpretation einer allfälligen Verlagerung der Population in den südlichen Teil beziehen. Ob eine der beiden Eigenschaften tatsächlich einen Einfluss ausübt, könnte nur im Vergleich mit anderen Gebieten geklärt werden. Den qualitativen Eindrücken folgend errechnete ich die relativen Anteile Q der in den fern von zivilisatorischen Strukturen bzw. nahe beim Aareufer liegenden Arealen D, E und F gesamthaft je Taxation gezählten Hasen am Total der in den betreffenden Nächten beobachteten Hasen (Tab. 15). Wenn keine Bevorzugung eines Gebiets-teils besteht, ist ein Q-Wert von 0.508 zu erwarten. Es scheint, dass vor allem die im Winterhalbjahr beobachteten Werte häufig unter diesem Wert liegen.

Ich prüfte die Q-Werte auf jahreszeitliche Abhängigkeit. Mit Tab. 21 verdeutliche ich vorerst den Zusammenhang zwischen Q und der Zeitachse eines Jahres, wobei sich das Bild aus den Werten verschiedener Jahre zusammensetzt. Die Werte einiger Taxationen, die schon während der Dämmerung gestartet worden waren, wurden in der Abb. als nicht repräsentativ weggelassen. Die Abb. 21 zeigt augenfällig, dass die Witi-Population sich in der vegetationsärmeren Jahreszeit in die zivilisationsferneren Gebiete bzw. in die nähere Umgebung der potentiell deckungsreicheren Aare-Uferzone verschiebt, wogegen sie während der vegetationsreichen Jahreszeit offensichtlich den gesamten Populationsraum ausnutzt und sogar tendenziell die im Winter weniger frequentierten Teilareale bevorzugt. Die Q-Werte scheinen im Durchschnitt von November bis März annähernd linear und kontinuierlich abzunehmen, erreichen im Zeitpunkt der rasch wachsenden Vegetation in kurzer Zeit die tiefsten beobachteten Werte. Ende Juli, also zu Beginn der Haupternte, ist dann eine ausgeprägte, leicht von Linearität abweichende Zunahme erkennbar. Die tiefsten Q-Werte wären im Mai und Juli zu erwarten, doch steht die Vegetation in dieser Zeit so hoch, dass mit der Taxationsmethodik keine verlässlichen Resultate erzielt werden. In der Annahme, dass etwa der 1. Juli als Zeitpunkt der Trendwende in Frage kommt, bestimmte ich den mittleren zeitlichen Abstand der je Monat gefundenen Q-Werte zum 1. Juli und stellte die Abweichungen der durchschnittlichen monatlichen Q-Werte vom bei Gleichverteilung zu erwartenden Wert ($= 0.508$) in Abhängigkeit der logarithmisch transformierten Zeitabstände zum 1. Juli dar. Wie Abb. 22 zeigt, lässt sich der Zusammenhang zwischen den Abweichungen von einer theoretischen Gleichverteilung und den natürlichen Logarithmen der Zeitabstände zum 1. Juli mit einer linearen Regression beschreiben. Der Zusammenhang der 10 Wertepaare ist signifikant ($r = 0.907$; $t = 6.103$, d.f. 8; $p < 0.01$). Man darf also annehmen, dass der während der vegetationsarmen Periode eher zivilisationsfern bzw. flussnah liegende Verteilungsschwerpunkt der Population sich in der vegetationsreichen Zeit zugunsten anderer Teilareale verschiebt und sich im Verlauf und nach der Erntezeit wiederum rückläufig entwickelt.

6.3.3. Saisonale Konstanz im Verteilungsmuster

Die Frage stellte sich, ob innerhalb der einzelnen saisonalen Zeitabschnitte eine gewisse Konstanz in der Verteilung der Population auf die verschiedenen Teilareale (Zellen A-F) feststellbar ist. In Tab. 15 sind die Korrelations-

koeffizienten zwischen den zellenabhängigen Häufigkeitsverteilungen aufeinanderfolgender Taxationen angegeben. In den Monaten März und April streuen die r-Werte stark, was eine relativ hohe Unstabilität des Populations-Verteilungsmusters in dieser Beobachtungsperiode anzeigt. Wie bereits erwähnt, wurden in diesen Monaten sowie im darauffolgenden Monat Mai der damaligen Jahre die höchsten Fallhasen-Zahlen auf der als nördliche Begrenzung bezeichneten Hauptstrasse festgestellt. Etwas stabiler war das Verteilungsmuster in der Population in den Monaten Juli bis Oktober 1973 und 74. Auch in den Taxationsserien dieser Monate konnten einzelne abweichende Taxationen gefunden werden, doch sind die aufeinanderfolgenden Taxationen z.T. stärker korreliert. Dass die Häufigkeitsverteilung vom 16.12.1973 stark von denjenigen vom 7.11.1973 abweicht, ist mit einiger Sicherheit dem Einfluss der Jagd zuzuschreiben. Durch den Abschuss von etwa 90 Individuen in der zweiten Hälfte November wurde die Populationsstruktur sicher nachhaltig beeinflusst. Der Abschuss im Dezember 1974 war mit einer Strecke von gut 30 Hasen weniger bedeutend, doch hat die mit der Jagd verbundene Störung wahrscheinlich doch den eher tiefen Korrelationskoeffizienten zwischen den Häufigkeitsverteilungen vom 14. und 16.12.1974 bewirkt. Die Verteilungsmusterveränderungen, die durch die z.T. relativen tiefen r-Werte im Januar und Februar 1974 indiziert werden, könnten durch die zunehmende Fortpflanzungsaktivität entstanden sein.

6.3.4. Allgemeine Charakterisierung von Verteilungsmusterkomponenten

Alle bisherigen Hinweise auf eine saisonale Abhängigkeit der räumlichen Verteilung der Population weisen auf eine dynamische Raumstruktur und eine nicht-zufällige Nutzung des Populationsraumes hin. Als wichtigen Befund wertete ich den Zusammenhang zwischen den verschiedenen Verteilungsschwerpunkten und den Vegetationsperioden. Diese Hypothese kann anhand einer groben Klassierung der Beobachtungsmonate in eine vegetationsarme und eine vegetationsreiche Periode statistisch gesichert werden: $\chi^2 = 18.55$; d.f. 1, $P < 0.001$ (Tab. 16).

Interessante Hinweise auf das offensichtlich sehr spezifische Verteilungsmuster der Individuen innerhalb einer Population erhielt ich im Aarefeld. Die hier vom 18.6. - 5.7.1973 beobachteten Verteilungsmuster waren verglichen mit dem Standortangebot erstaunlich regelmässig. In Abb. 23 erkennt man scharf abgegrenzte Standplatz-Konzentrationen, die im offenen Feld zur jeweils

nächsten Konzentration einen Abstand von ungefähr 380 - 450 m haben. Diese Abstände erinnerten mich stark an die Distanzgradienten bei individuellen Verteilungsmustern in der Selzacherwiti. Die Verteilungsmuster in der Selzacherwiti liessen je nach Jahreszeit ebenfalls mehr oder weniger ausgeprägte Standplatzkonzentrationen erkennen. In Abb. 24 sind alle während 4 Taxationen im März protokollierten Hasenstandplätze eingetragen. Jede Taxation ergab signifikant von zufälliger Verteilung verschiedene Standplatzmuster. Die Abstände zwischen den Zentren nahe beieinanderliegender Gruppen schwanken zwischen etwa 500 und 800 m. Im März und April 1973 war in verschiedenen Nächten eine Tendenz zu extremer West-Ost-Aufteilung zu beobachten, die im Verteilungsmuster aller in diesem Monat protokollierten Gruppen-Standplätze seinen Niederschlag findet (Abb. 25). Dass dieses Verteilungsmuster wie vermutlich auch diejenigen in anderen Monaten stark durch das Sozialverhalten innerhalb der Witi-Population geprägt war, verdeutlicht Abb. 26. Soziale Verhaltenselemente wurden entsprechend dem Verteilungsmuster der Gruppen-Standplätze in bestimmten und räumlich begrenzten Teilarealen gehäuft beobachtet, während das Verhaltenselement "Fressen" an allen protokollierten Standplätzen mit ungefähr gleichbleibender Wahrscheinlichkeit beobachtet werden konnte.

Aufgrund solcher qualitativer Hinweise prüfte ich die Hypothese, dass in den saisonalen Verteilungsmustern Standplatz-Konzentrationen von charakteristischer Grösse und in spezifischer räumlicher Anordnung vorkommen.

6.3.5. Art und Grösse von Aggregationen im Verteilungsmuster

Die Verteilung der beobachteten Standplätze in der Selzacherwiti weicht in praktisch allen Taxationen signifikant von Zufallsmässigkeit ab (PFISTER in Vorb.). Zum Teil sind deutliche Aggregationen zu erkennen. Die Frage war, ob die Verteilungsmuster regelmässigen oder geklumpten Charakter haben. In einem ersten Schritt untersuchte ich die flächenmässige Ausdehnung der Aggregationen nach der Methode von IWAO (1972). In den Verteilungsmustern der Beobachtungsserien im März (Tab. 17), April (Tab. 18) und Juli (Tab. 19) haben die Aggregationen eine Grösse von schätzungsweise 500 x 500 m. Im Aarefeld im Juni/Juli (Tab. 20) resultiert eine Aggregationsgrösse von knapp 400 x 400 m. Beide Werte liegen in der Grössenordnung der doppelten Breite der Wegnetzfelder in den untersuchten Gebieten. Ob die Konfiguration der

Feldwege das Verteilungsmuster beeinflusst, wird später geprüft. p-Werte, die wesentlich höher liegen als 1, zeigen eine Tendenz zu geklumpfter Verteilung an. Dies ist beim vorliegenden Datenmaterial dann der Fall, wenn man einen Raster von 200 x 200 m wählt. Damit erfasst man jedoch lediglich Teile der wesentlich grösseren Aggregationen. p-Werte, die eindeutig kleiner sind als 1, gelten als Hinweis auf regelmässige Verteilung. Dies ist bei einer Rastergrösse von 400 - 500 m der Fall. Ich benutzte diese Befunde als qualitative Anhaltspunkte, ohne sie statistisch zu prüfen, da ich für die genauere Untersuchung der saisonalen Verteilungsmuster in der Folge eine differenziertere Quantifizierungsmethode wählte. Vorläufig kann man festhalten, dass der Index nach IWAO eine den in Abb. 23 klar erkennbaren Tatsachen entsprechenden Schätzwert ergibt und allgemein einen Distanzgradienten von 400 - 500 m bei tendenziell regelmässiger Verteilung der Standplätze vermuten lässt.

6.3.6. Vergleich der beobachteten saisonalen Verteilungsmuster mit ausgewählten theoretischen Verteilungsmustern

Als Vergleichsbasis benutzte ich die Häufigkeitsverteilungen der zwischen den je Taxation beobachteten Standplätzen liegenden Distanzen sowie jene der Distanzen zwischen den Punkten bei bestimmten theoretischen Verteilungsmustern (s. Kap. 2).

Tab. 21 enthält die Resultate für je eine Taxation pro Monat oder einen bestimmten saisonalen Aspekt, Tab. 22 die Resultate je Taxation der Zählserien vom März, April und Juli 1973. Ich verglich zuerst die beobachteten Häufigkeitsverteilungen mit den bei zufälliger Verteilung (= Z-Werte in Tab. 21) zu erwartenden Werten (Tab. 23). Da die Kreisraster-Ringflächen mit zunehmender Distanz grösser werden, steigen auch die Erwartungswerte bis zu Distanzen, die, von verschiedenen Messpunkten innerhalb der Selzacherwiti gemessen, teilweise oder in jedem Fall ausserhalb der Gebietsgrenzen liegen. Abb. 27 zeigt die Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen Zufallspunkten (Z) und jene zwischen den Mittelpunkten der Wegnetzfelder, je bezogen auf 100 m-Klassen der gemessenen Abstände (M).

Die Häufigkeit der Abstände zwischen zufällig verteilten Punkten nimmt entsprechend der Erwartung von Klasse zu Klasse zu und wegen der im Gebiet beschränkten Distanzen bei etwa 1000 m wieder ab. Mittels linearer Regressionen

prüfte ich, wieweit die Häufigkeitszunahme der Abstände zwischen den beobachteten Hasen-Standplätzen derjenigen von zufällig verteilten Punkten entspricht. Da die Regression weniger auf Abweichungen als auf den generellen Trend eines Zusammenhangs empfindlich ist, ergibt der Korrelationskoeffizient eine Schätzung der pauschalen Ähnlichkeit zwischen beobachteten und erwarteten Verteilungsmustern. Ein relativ hoher r-Wert ist mit anderen Worten schon dann zu erwarten, wenn die Population sich wie die zufällig bestimmten Punkte über das gesamte Gebiet verteilt. Wie aus Tab. 23 zu entnehmen ist, trifft dies vor allem für die Monate November, Dezember, Januar und Juli zu. Starke Abweichungen zeigen sich im Februar, März und April, also im Zeitabschnitt mit hoher Fortpflanzungsaktivität, jedoch karger Vegetation. Eine signifikante Korrelation mit der Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen Wegnetzfelder-Mittelpunkten ergab sich nur beim Verteilungsmuster vom 26.1.1973. Dies ist somit der einzige Hinweis auf eine mögliche Distanzierung vom Wegnetz. Hasen haben vermutlich bedingt durch die Störung die Tendenz, sich eher in der Mitte der Kulturfelder aufzuhalten (PFISTER in Vorb.). Offenbar wirkt sich dieses Verhalten nicht so stark aus, dass das Verteilungsmuster der Hasen demjenigen der Wegnetzfelder-Mittelpunkte ähnlich wird.

Auch wenn die Häufigkeitsverteilungen der Standplatz-Abstände generell mit derjenigen zufällig verteilter Punkte korrelierbar ist, bedeutet dies nicht, dass die Verteilungsmuster zufallsmässig sind. In einem ersten Schritt prüfte ich mit χ^2 -Test die Abweichungen der beobachteten Klassenhäufigkeiten von den bei zufälliger Verteilung je Klasse zu erwartenden Werten. Es zeigte sich, dass die meisten je Taxation beobachteten Verteilungsmuster signifikant von zufälliger Verteilung abweichen (Tab. 23). In einzelnen Fällen, so insbesondere im März und April war das Zahlenmaterial zu gering, um signifikante Abweichungen nachzuweisen. Dies deshalb, weil als Messpunkte nur jene Gruppen ausgewählt wurden, die weiter als 150 m von der nächsten entfernt waren. Bei den März- und April-Resultaten erfüllten nur wenige Gruppen diese Bedingung, sodass aus den starken Aggregationen von Gruppen nach dem Prinzip des Zufalls einzelne ausgewählt werden mussten. Fasst man jedoch die einander ziemlich ähnlichen Verteilungsmuster dieser Monate zusammen, so stellt man auch hier signifikante Abweichung von zufälliger Verteilung fest (Tab. 23).

Die Befunde zeigen, dass die saisonalen Verteilungsmuster spezifisch von zufallsmässiger Verteilung abweichen. Die Frage war, ob sich die ansässige Population in erster Linie entsprechend der Vegetation, d.h. nach dem Nahrungs- und Deckungsangebot, im Gebiet verteilt, oder ob - wie schon aufgrund der bisherigen Resultate vermutet - eine soziale Komponente bzw. die Eigenart des durchschnittlichen individuellen Raumverhaltens das Verteilungsmuster der Population massgeblich beeinflusst. Ich prüfte zunächst, ob sich die anhand der individuellen Verteilungsmuster geschätzten Kenngrössen auch in den Verteilungsmustern der Population ausprägen. Zu diesem Zweck benutzte ich die in Kap. 6.2. beschriebenen theoretischen Häufigkeitsverteilungen als Vergleichsbasis (Tab. 24). Die beobachteten und die jeweils ähnlichsten theoretischen Häufigkeitsverteilungen sind als Funktion der Distanzen zwischen den Standplätzen bzw. Punkten in Abb. 27 dargestellt. Die Distanzklasse 0 - 99 m berücksichtigte ich nicht, weil die Werte im Bereich der Messpunkte bedingt durch die Quantifizierungsmethode (Gruppen als Messpunkte) zu hoch geschätzt wurden und deshalb bei den Korrelationsberechnungen ein zu starkes Gewicht erhalten hätten. In der Abb. 28a sind diejenigen Verteilungsmuster zusammengefasst, die sich nicht oder nicht eindeutig mit einem einzigen theoretischen RM-Modell vergleichen lassen. In der Saison V_2 , d.h. zu Beginn der Fortpflanzungsaktivität zeigt sich eine Tendenz zu weit auseinanderliegenden Standplatz-Konzentrationen. Die markantesten Maxima liegen im Bereich zwischen 100 und 200 m sowie zwischen 700 und 800 m. Das Verteilungsmuster der Hasen ähnelt dem Modell RM-650. Die besonders starke Aggregationstendenz kommt einerseits in den weiten Abständen zwischen den Hasenaggregationen zum Ausdruck, welche auf eine über grosse Distanz wirkende Attraktion schliessen lassen und andererseits in der hohen Zahl von kurzen Abständen zu den Messpunktgruppen (Distanzklasse 100 - 200 m). Im Monat März (V_3) hat das Verteilungsmuster eine gewisse Aehnlichkeit mit den durch das RM-325 gegebenen Erwartungswerten, doch deutet die starke Ausprägung des Maximums bei 600 - 700 m zusätzlich auf das RM-650 hin. Das im April im Durchschnitt gefundene Verteilungsmuster (V_4) widerspricht jeglicher Erwartung. Nach einem deutlichen Maximum bei 200 - 300 m nimmt die Häufigkeit mehr oder weniger kontinuierlich ab. Wie schon in Abb. 25 gezeigt werden konnte, entspricht dies der extremen West-Ost-Verteilung der Population in diesem Monat. Da bei der Quantifizierung der Verteilungsmuster nur die Standplatz-Abstände innerhalb

einer Distanz von 100 m erfasst wurden, kommt der zu erwartende Anstieg der Klassenhäufigkeit bei noch grösseren Distanzen in der Abbildung nicht zum Ausdruck. Die relativierten Häufigkeitsverteilungen in Abb. 28b hingegen lassen sich jeweils durch eine der relativierten theoretischen Verteilungen ziemlich gut annähern. Im Winter (V_1) entspricht das Verteilungsmuster innerhalb der Population ungefähr dem RM-450, im Juli (V_5) dem RM-325. Bildet man durch Zusammenfassung der Häufigkeitsverteilungen repräsentativer Taxationen, deren Zusammensetzung zahlenmässig mit Rücksicht auf die verschiedenen saisonalen Aspekte gewichtet ist, zu einem sog. "repräsentativen Querschnitt" (siehe auch Legende zu Tab. 24) zusammen, so ergibt sich eine dem RM-325 sehr ähnliche Häufigkeitsverteilung.

Mittels linearer Regressionen prüfte ich die Zusammenhänge zwischen den verschiedenen theoretischen und den in den einzelnen saisonalen Zeitabschnitten beobachteten Häufigkeitsverteilungen. Die monofaktoriellen Tests ergaben signifikante Korrelationen des Verteilungsmusters im Winter (V_1) mit dem RM-450 und etwas schwächer mit dem RM-425. Die beiden Modell-Verteilungen sind im übrigen signifikant untereinander korreliert (Tab. 25). Berechnet man die partiellen Korrelationskoeffizienten, so ist die beobachtete Häufigkeitsverteilung lediglich mit den nach RM-425 zu erwartenden Häufigkeitsverteilung signifikant korreliert ($r = 0.899$; $P < 0.01$). Die Verteilung V_1 kann demnach im Zusammenhang mit dem "sozialen Areal" diskutiert werden. Der "balancierte Querschnitt" ist signifikant mit der nach RM-325 zu erwartenden Häufigkeitsverteilung korreliert. Hier kommen möglicherweise die in kürzeren Beobachtungsperioden feststellbaren individuellen Aktionsradien zum Ausdruck. Eigentlich würde man erwarten, dass bei einem für den ganzen Jahresablauf repräsentativen Querschnitt sich eher die über längere Zeiträume realisierten individuellen Aktionsradien ausprägen. Errechnet man die partiellen Korrelationskoeffizienten der Häufigkeitsverteilungen RM-325 und RM-650 mit der Häufigkeitsverteilung im März (V_3), so ergibt sich ebenfalls ein signifikanter Zusammenhang mit dem RM-325 ($r = 0.961$; $p < 0.01$). Bei den restlichen saisonalen Verteilungsmustern resultierten keine signifikanten Korrelationen mit einer der simulierten theoretischen Häufigkeitsverteilungen. Bei den Regressionsberechnungen beschränkte ich mich übrigens auf den im Zusammenhang mit den theoretischen Distanzgradienten interessierenden Bereich bis 800 m.

Die Befunde lassen darauf schliessen, dass das individuelle Raumverhalten sich zeitweise im Verteilungsmuster der Population ausprägt. Dass sich nicht alle saisonalen Verteilungsmuster mit einer der Modell-Annahmen decken, könnte darauf zurückzuführen sein, dass die einzelnen pro Saison beobachteten Verteilungsmuster in ihren Häufigkeitsverteilungen der Standplatz-Abstände sehr heterogen sind. Die Frage war, wie weit die einzelnen in einer Saison beobachteten Verteilungsmuster einander ähnlich sind. Als Mass für die Ähnlichkeit gilt die zentrale Tendenz. Ich prüfte die verschiedenen Taxationen der einzelnen saisonalen Zeitabschnitte hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz mit Hilfe der zweifachen Rangvarianzanalyse von FRIEDMAN (SACHS 1974). Signifikanz bedeutet, dass die einzelnen Verteilungsmuster innerhalb einer Saison erheblich verschieden sind. Wie aus Tab. 26 hervorgeht, sind die Rangunterschiede je Distanzklasse nur im Winter (V_1), April (V_4) sowie beim "balancierten Querschnitt" (V_{1-5}) mindestens auf dem Niveau $P=0.05$ statistisch gesichert. Dies bedeutet, dass sich die Verteilungsmuster innerhalb der Saison stark verändern. Bei den Zeitabschnitten V_2 (starke Zunahme der Rammelaktivität zu Beginn der Fortpflanzungsperiode) sowie im März (V_3) bleibt der Verdacht auf wechselnde Tendenzen in der Art der Verteilungsmuster bestehen. Bei V_2 sind vor allem die tiefen Ränge heterogen verteilt, während die Maxima alle im Bereich 600 - 799 m liegen. Da zudem nur 3 Taxationsresultate vorliegen, ist ein signifikantes Resultat nicht zu erwarten. Bei V_3 und V_5 dürfte die Rangheterogenität auf kurzfristige Verteilungsmuster-Modifikationen zurückzuführen sein, die bei nur je 4 Taxationsresultaten die allgemeinen saisonalen Trends, wie sie qualitativ in Abb. 27 erkennbar sind, weniger ausgeprägt erscheinen lassen. Auch sind in diesen Zeitabschnitten die Abweichungen nicht derart markant wie z.B. bei V_4 , wo wenige Distanzklassen mit starken Abweichungen statistische Signifikanz bewirken können.

6.4. Diskussion

Um das Verteilungsmuster der Individuen einer Population prüfen zu können, muss man meines Erachtens den betreffenden Populationsraum einigermaßen verlässlich abgrenzen können. Untersucht man nur ein Teilgebiet eines Populationsraumes, so läuft man Gefahr, Schwerpunktsverschiebungen im Verteilungsmuster als Migrationsbewegungen anzusehen. In den bisher durchgeführten ausländischen Untersuchungen zur Frage der Raumstruktur und des Raumverhaltens

des Feldhasen wurde dieser Problematik wenig Bedeutung geschenkt. Dies ist verständlich, weil die Abgrenzung von Populationsräumen sehr schwierig sein kann. Mit einiger Sicherheit können Grenzen erst dann definiert werden, wenn man weiss welche Individuen zu einer bestimmten Population gehören und wie sie in ihrer Gesamtheit den Raum nutzen. Dies lässt sich nur bewerkstelligen, indem man einen grösseren Teil einer Population markiert und über längere Zeit beobachtet. Da ich selbst nur über Beobachtungen einer geringen Zahl markierter Individuen verfügte, war ich gezwungen, das Problem direkter anzugehen. Aufgrund der Spurenverteilung im Schnee konnte geschlossen werden, dass die gegen Norden und Nordosten an sich offene Selzacherwiti als Populationsraum durch die "Doppelstruktur" von Bahndamm und Hauptstrasse abgegrenzt wird. Die Resultate der beiden Spurenanalysen gelten zwar nur für die Verhältnisse im Januar / Februar 1973, doch lassen die geringen Grenzübertritte der ansässigen markierten Hasen während eines Beobachtungszeitraumes von gut 2 Jahren sowie die geringen Schwankungen der Zählwerte je Saison desselben Zeitraumes (s. Tab. 15) darauf schliessen, dass auch bei der relativ offenen nördlichen Grenze der Austausch mit der Nachbarpopulation limitiert und möglicherweise an bestimmte, eventuell gar traditionelle Uebertrittstellen gebunden ist. Die Vermutung, dass Verkehrsstrukturen das Raumverhalten des Feldhasen beeinflussen, wird durch die Beobachtung erhärtet, dass Hasen beim Ueberqueren solcher Strukturen ihre Geschwindigkeit zum Teil stark vermindern. Entweder halten sie Verkehrswege aus Erfahrung für potentiell gefährlich, oder aber sie orientieren ihr Raumverhalten nach markanten Strukturen. Letzteres erachte ich als wahrscheinlicher. Vor allem im äussersten Bereich des individuellen Aktionsradius könnte eine Strasse und möglicherweise auch ein unbedeutender Weg den Entscheid, sich noch weiter vom Aktionszentrum zu entfernen, negativ beeinflussen. Akzeptiert ein Hase solche Strukturen an der Peripherie seines Aktionsraumes als limitierende Grenzen, so hat dies zur Folge, dass nach einer gewissen Zeit das jenseits liegende Gebiet unvertraut wird und die begrenzende Wirkung der Struktur sich dadurch verstärkt. Wie SCHNEIDER (1979) berichtet, verlaufen die Grenzen der "Wohngebiete" beim Hasen oft entlang von Feldern und Kulturen. Beim Wald und den Hecken kommt noch ein weiterer Faktor hinzu. Wald- und Buschränder trennen zwei unterschiedliche Areale - in der Regel das offene Feld vom sehr deckungsreichen Gebiet innerhalb des Aktionsraumes eines Hasen. Es ist anzunehmen, dass der

Moment des Austritts aus der Deckung eine Stresssituation bedeutet, die sich unter anderem in einem Verharren in der Grenzzone äussert. Verschiedentlich fand ich direkt bei der Austrittsstelle Kot- oder Harnspuren, was möglicherweise ebenfalls auf Stress hindeutet. Als Stressreaktion kann man auch die Tatsache interpretieren, dass die meisten Hasen nach dem Ueberqueren einer lokomotionshemmenden Struktur sich mit stark erhöhter Geschwindigkeit von dieser entfernen, um nach 10 bis 30 m wieder in einen langsameren Schritt zu verfallen. Aus diesen Befunden schliesse ich, dass die vergleichsweise massiven Verkehrsstrukturen nördlich der Selzacherwiti eine ausbreitungshemmende Wirkung haben, die durch die Staffelung beider Strukturen in kurzem Abstand wahrscheinlich verstärkt wird. Diese Doppelstruktur kann deshalb begründet als biologisch wirksame Grenze für die Population der Selzacherwiti erachtet werden. Gesamthaft ergeben diese Befunde wie auch die Beobachtungen während den Taxationen zu verschiedenen Jahreszeiten ein Bild einer räumlich abgrenzbaren Population, die an den "offenen" Grenzen in Verbindung mit benachbarten Populationen steht. Die in der Folge diskutierten Resultate über die jahres- und tageszeitlichen Verteilungsmuster der Hasen in der Selzacherwiti basieren auf Beobachtungen innerhalb des so definierten Populationsraumes.

Die gefundenen Distanzgradienten in den Verteilungsmustern der Population bestätigen die Hypothese, dass die durchschnittlichen individuellen Aktionsradien in Kombination mit der Attraktions-Wirkung der von Hasen besetzten Standorte den saisonalen Verteilungsmustern das Gepräge geben. Die als Vergleichsbasis benutzten Verteilungsmodelle wurden ohne Rücksicht auf eventuelle Einflüsse durch die Art des saisonal sich verändernden Vegetationsmusters simuliert. Alle Modelle gründeten auf der Annahme, dass Interaktionsfelder bestehen, von deren Zentren eine Attraktion von $\bar{a} = + 0.68$ ausgeht, und dass diese Zentren während der nächtlichen Aktivitätsphase in regelmässiger Anordnung mit Abständen, die den individuellen Aktionsradien entsprechen, gebildet werden. Die in den Monaten November bis März und im Juli gefundene gute Uebereinstimmung der beobachteten Verteilungsmuster mit den Modellen, die sich nur auf die Annahme von rein sozialen Einflusskomponenten stützen, zeigt die Berechtigung dieser Annahmen. Das Einordnen nach bestimmten Abständen macht deutlich, wie stark die Individuen in der Population aufeinander reagieren. Die Existenz von tendenziell regelmässig verteilten

Interaktionsfeldern kann zumindest für die Population der Selzacherwiti unter Voraussetzung der zur Beobachtungszeit herrschenden Hasen-Dichte als gegeben erachtet werden. Hinweise auf die Entsprechung zwischen Grösse und metrischer Anordnung von Interaktionsräumen bzw. Gruppierungen und der Grösse der von einzelnen Individuen beanspruchten Flächen wurde bei anderen Tierarten bereits festgestellt (BROWN & ORIAN, 1970), jedoch beim Hasen noch nicht nachgewiesen. Immerhin fehlt es in der Literatur über den Feldhasen nicht an Hinweisen auf die Bedeutung der Raumstruktur dieser Tierart. PIELOWSKI (1966) hielt eine Unterteilung seiner Taxationsstreifen in Abschnitte von 200 m als geeignet, um der bei Tag beobachteten Ausdehnung von Hasen-Aggregationen gerecht zu werden. Er war der Meinung, dass Hasen auf einem 200 m langen Abschnitt des 100 m - breiten Zählstreifens untereinander Geruch-, Hör- oder Sichtkontakt haben und ihre gegenseitige Annäherung deshalb nicht zufällig sei. JEZIERSKI (1972) basiert bei seiner Analyse der Raumstruktur von Feldhasen ebenfalls auf Raumeinheiten dieser Grösse. Dies lässt vermuten, dass bei Hasen sowohl während der aktiven wie inaktiven circadianen Phase ein auf Attraktion basierender Gradient in den Individualdistanzen feststellbar ist. Die Schätzung von PIELOWSKI gilt offensichtlich auch für die Ausdehnung der Aggregationen, die ich in der Selzacherwiti beobachten konnte. Nach PIELOWSKI verändert sich das Verteilungsmuster der Hasen saisonspezifisch. Stabilere und weniger stabile Phasen wiederholen sich im Wechsel. Zu bestimmten Zeiten weichen die Verteilungsmuster stark von Zufallsmässigkeiten ab. Nach der Ernte und um die Jahreswende stellte er dagegen eine relativ ausgeglichene Dichteverteilung fest. Meine Befunde ergeben ein ähnliches Bild.

Mein Vergleich mit theoretischen Verteilungsmustern deutete darauf hin, dass das Sozialverhalten des Feldhasen einen wesentlichen Einfluss auf das Verteilungsmuster der Population hat. Die charakteristischen saisonalen Veränderungen lassen sich im Zusammenhang mit der Dynamik des Fortpflanzungsverhaltens interpretieren. Dass bei der Analyse der Verteilungsmuster der Einfluss der Vegetation offensichtlich vernachlässigt werden konnte, hängt wahrscheinlich mit der ziemlich zufälligen Verteilung der Kulturen zusammen. Die Veränderungen der Vegetation als Folge der Bewirtschaftung scheinen primär einen generellen Einfluss auf die saisonalen Veränderungen der Verteilungsmuster und nur sekundär auf die momentane Verteilungsmusterstruktur zu haben.

Die Bildung von ausgeprägten Gruppierungen in grossen Abständen im März und insbesondere im April scheinen ein allgemein feststellbares, mit der Fortpflanzungsaktivität der Hasen zusammenhängendes Phänomen zu sein. JEZIERSKI (1972) fand wie früher schon RACZYNSKI (1964) im März und April signifikant geklumpete und nicht allein mit den ökologischen Gegebenheiten erklärbare Verteilungsmuster. Im Vergleich zu anderen Monaten ist die Rammelaktivität im Februar und März besonders auffällig. LINCOLN (1974) spricht von der "März-Hitze", die bei den Rammeln durch die stark ansteigende Testosteron-Produktion induziert wird. Sie äussert sich in der Zunahme bestimmter sozialer Verhaltenselemente, die wahrscheinlich das Fortpflanzungsverhalten der Häsinnen stimulieren. Er erklärte damit die starke Tendenz zur Gruppenbildung von Februar bis fast Ende April und die im Januar bis März deutlich erhöhte Tagaktivität. Auch nach meinen Beobachtungen und denen von FIECHTER (1974) rammelten Hasen in der Selzacherwiti zeitweise bei Tag. Die Beobachtung von MOELLER (1980), der bereits ab November eine Zunahme der Häufigkeit "treibender" Hasen feststellte, könnte möglicherweise auf eine milde Winterwitterung zurückzuführen sein. In Einzelfällen stellte auch ich im November und Dezember Ansätze zu Rammelverhalten fest. Die eigentliche Rammelaktivität begann in der Selzacherwiti jedoch erst ab Mitte Januar und steigerte sich bis Mitte März. Im April war, wohl aus beobachtungstechnischen Gründen, eine überdurchschnittliche, aber doch merklich geringere Zahl von rammelnden Hasen zu beobachten. Der April zeichnete sich jedoch durch sein spezielles, dynamisches Verteilungsmuster aus, welches vermuten lässt, dass die Population in diesem Monat - also in der Zeit der rasch höher werdenden Vegetation - stark durchmischt wird. Wie PIELOWSKI (1966) vermute ich, dass sich das Verteilungsmuster der Hasen in dieser Saison zu stabilisieren beginnt, wobei die Durchmischung der Population möglicherweise die zufällige oder nicht zufällige Zuordnung der Individuen zu alternativen Interaktionsbereichen fördert. Falls diese Hypothese zutrifft, würde dies bedeuten, dass die einzelnen Individuen einen relativ bedeutenden Informationsstand über die Zusammensetzung und die lokale Verteilung der Population besitzen, welcher dem Individuum erlaubt, die Möglichkeiten für Sozialkontakte auszuschöpfen. Diese Interpretation weicht von den Ansichten SCHNEIDER'S (1979) ab, wonach ein gewisser Familienzusammenhalt bestehen bleibt.

Meine Befunde widersprechen auch der Hypothese von SCHNEIDER (1979), dass eine Art "Gruppen-Territorialität" bestehe. Nach meiner Meinung ist nicht die Abstossung sondern die Attraktion der dominierende verteilungsbestimmende Mechanismus. Aus den Direktbeobachtungen ergaben sich keine Hinweise auf territoriales Verhalten. Die den individuellen Aktionsradien angepassten Verteilungsmuster der Interaktionsfelder könnten sehr wohl der Optimierung der Wege für häufige Sozialkontakte ohne permanente oder längerfristige Partnerbindungen dienen. Voraussetzung für das Funktionieren solcher Verteilungsmuster im Hinblick auf eine hohe Fortpflanzungsleistung der Population ist eine relativ hohe Toleranz der einzelnen Individuen gegenüber potentiellen Sozialpartnern. Die von SCHNEIDER (1979) beschriebene "Gruppen-Balz", die zur Bildung von Zweier-Gruppen als eigentliche Fortpflanzungseinheiten führt, lässt eher auf eine ausgeprägte Toleranz schliessen. BROEKHUIZEN & MAASKAMP (1981) fanden einen geringen Grad an "agonistischem" Verhalten (gemeint ist die Verjagung potentieller Sozialpartner) selbst gegenüber ausgesetzten ortsfremden Hasen. Lediglich bei starker Verknappung des Futterangebots z.B. in hochwinterlichen Verhältnissen konnte ausgeprägtes Aggressions-Verhalten beobachtet werden, welches zur Vertreibung oder gar zur Emigration von Junghasen führte (WINDBERG & KEITH, 1976; LINDLOEF, 1978). Zusammenfassend ergibt sich die begründete Hypothese, dass der Feldhase eine örtlich nicht gebundene, seasonspezifische Struktur im Verteilungsmuster der Population bildet, die hauptsächlich der Verdichtung von sozialen Kontakten, mit anderen Worten der Optimierung der Fortpflanzungsleistung dient. Die Resultate über die saisonalen Verteilungsmuster lassen gesamthaft auf eine untergeordnete Bedeutung des vegetationsbedingten saisonalen Standort-Angebotes schliessen. Die Hypothese, wonach der sozialen Standort-Optimierung und der sozialen Raumstruktur der Population eine übergeordnete Funktion zukommt, ist Gegenstand der folgenden Kapitel.

6.5. Zusammenfassung

- Die Hasenpopulation in der Selzacherwiti ist in ihrer Ausbreitung nach Westen und Süden durch ein Dorf und den Aare-Fluss eindeutig begrenzt und im Norden abgrenzbar entlang der Doppelstruktur, bestehend aus einem Eisenbahntrasse und einer stark befahrenen Hauptstrasse, sowie dem engen Durchgang in das östlich angrenzende Feldgebiet. An Hasenspuren im Schnee konnte belegt werden, dass bereits einfache Strukturen wie Wege, einzelne Strassen, Wald- und Heckenränder die Hasen veranlassen, ihre Fortbewegungsgeschwindigkeit zum Teil massiv zu senken. Solche Strukturen werden vom Hasen offensichtlich "zur Kenntnis" genommen und werden von ihm wahrscheinlich in Randgebieten der individuellen Aktionsräume als Grenzen akzeptiert (s.a. SCHNEIDER 1979). Aus den Grenzen der individuellen "home-ranges" resultiert schliesslich die Begrenzung des von einer lokalen Population beanspruchten Raumes, wobei diese Grenzen des Populationsraumes nicht absolut zu verstehen sind. Anhand der Spurenanalyse im Winter konnte gezeigt werden, dass über die weniger eindeutigen Grenzen der Selzacherwiti ein örtlich lokalisierbarer Austausch mit den Nachbargebieten stattfindet. Aus der Fallwildstatistik des zuständigen Jagdreviers geht hervor, dass die Häufigkeit der Grenzübertritte von der Jahreszeit abhängig ist.
- Ebenfalls seasonspezifisch scheint das Verteilungsmuster der Hasen im definierten Populationsraum der Selzacherwiti zu sein. Im Jahresverlauf wurden signifikante Veränderungen beobachtet, die aufgrund der Resultate folgendermassen beschrieben werden können:

Im Herbst bis Frühjahr lag der Verteilungsschwerpunkt der Population im südlichen und östlichen Teil des Untersuchungsgebietes, also nahe beim Aarelauf und relativ weit entfernt von Siedlungen und Strassen. In den Wintermonaten, in denen die Fortpflanzungsaktivität ihren Tiefpunkt erreicht (LINCOLN, 1974; MOELLER, 1980), verteilen sich die Hasen allgemein wenig spezifisch im Raum. Trotzdem ist das Verteilungsmuster differenzierter als man unter Annahme von Zufällsmässigkeit erwarten würde. Die Gruppierungszentren ordnen sich in einem Distanzgradienten an, welcher der Modellannahme entspricht, dass eine Tendenz zu regelmässiger Anordnung mit Abständen von 425 m (= Radius der postulierten "sozialen" Areale) besteht. Mit Beginn der Fortpflanzungsperiode im Januar / Februar zeichnen sich die Verteilungsmuster durch starke Konzentrationen aus, die bis zu 800 m aus-

einanderliegen können. Ein sehr spezielles Verteilungsmuster wurde im April beobachtet. Hier war die Population praktisch in zwei Teile getrennt. In diesem Monat konnte keine Ähnlichkeit mit irgendwelcher theoretischen Verteilungs-Annahme festgestellt werden. Die Art des April-Verteilungsmusters lässt vermuten, dass eine starke Durchmischung der Population stattfindet. Die Beobachtungshäufigkeit in den einzelnen Teilarealen des Populationsraumes schwankte sehr stark von einer Beobachtungsnacht zur nächsten, so dass im Vergleich zur Beobachtungsperiode im Sommer und Herbst auf eine relativ labile Raumstruktur geschlossen werden kann. Die überdurchschnittliche Zahl der registrierten Fall-Hasen auf Strassen und Schiene im April wie auch im vorangehenden und nachfolgenden Monat dürfte mit der geringen Stabilität im Verteilungsmuster der Population zusammenhängen, die wahrscheinlich zu häufigeren Grenzübertritten aus dem oder eventuell in den Populationsraum führt. Charakteristisch für diesen Jahresabschnitt ist die fehlende Raumgliederung durch Kulturen von unterschiedlicher Wuchshöhe und die starke Fortpflanzungsaktivität. Im Sommer verteilt sich die Population gleichmässiger im gesamten Raum als im Winter und Frühling. Das Verteilungsmuster bleibt vom Juli bis anfangs Oktober relativ konstant. Die geringere Anzahl von überfahrenen Hasen lässt auf einen reduzierten Austausch mit den Nachbargebieten schliessen. Das Verteilungsmuster ähnelt einer regelmässigen Anordnung von Gruppierungszentren mit Abständen von durchschnittlich 325 m. Dieser Wert entspricht dem mittleren individuellen Aktionsradius der markierten Hasen im Sommer und Herbst. Bei gleicher Gewichtung der verschiedenen saisonalen Aspekte ergibt sich ein durchschnittliches Verteilungsmuster, das signifikant mit der Modellannahme übereinstimmt, dass eine Tendenz zu regelmässiger Anordnung von Gruppierungszentren mit Abständen von 325 m besteht.

- Die in den einzelnen Verteilungsmustern erkennbaren Aggregationen wurden in ihrer Grösse mit Hilfe des Ballungsindex von IWAO (1972) geschätzt. Im April hatten die Aggregationen einen Durchmesser von etwa 400 m, in den restlichen Monaten von 200 m. Der letztere Wert stimmt ungefähr mit dem Attraktionsbereich überein, wie er bei den Individualdistanzen im Sommer gefunden wurde.

7. Komponenten des Verteilungsmusters von Feldhasen im Sommer

7.1. Einleitung

Bei der Beurteilung der saisonalen Verteilungsmuster der Witi-Population suchte ich charakteristische Merkmale, die auch dem individuellen Raumverhalten eigen sind. Die Bedeutung der Vegetation für die Art der Raumnutzung innerhalb der Hasenpopulation liess ich dabei unbeachtet, da ich nur für die Sommermonate über die entsprechenden Kulturkarten verfügte. Wie sich zeigte, wird das saisonale Verteilungsmuster wie auch die durchschnittliche Verteilung der Hasen in der Selzacherwiti im Jahresverlauf durch zum Teil vegetationsunabhängige, im Verhalten des Hasen begründete Komponenten beeinflusst. Hinweise auf den das Verteilungsmuster prägenden Einfluss des sozialen Verhaltens haben sich immer wieder ergeben. Dennoch muss angenommen werden, dass auch ein massgeblicher Einfluss der Vegetation besteht. Nach den Aussagen von MERZ (1976) spielt die Qualität der Vegetation bei der individuellen Wahl eines bestimmten landwirtschaftlichen Kulturfeldes (in der Folge mit Feld bezeichnet) eine primäre Rolle. Nicht-zufällige Aggregationen an bevorzugten Standorten müssten sich somit deutlich in der Art des Verteilungsmusters widerspiegeln.

Nach MERZ entstehen Aggregationen auf Feldern, die bezüglich Nahrung und Wuchshöhe günstig sind. Dadurch steigt auch die soziale Attraktion eines Feldes. Da er seine Beobachtungen auf markierte Individuen beschränkte, konnte er nichts über die Auswirkungen der ökologischen und sozialen Komponenten auf das Verteilungsmuster der Hasen im gesamten Populationsraum machen. Mich interessierte deshalb die Frage nach deren Bedeutung für das Verteilungsmuster. Als weitere Komponente war die Zeit zu berücksichtigen. Es ist denkbar, dass die Einflüsse im Verlaufe einer Nacht variieren. Der zeitliche Aspekt hat auch in methodischer und beobachtungstechnischer Hinsicht eine Bedeutung. SCHNEIDER (1979) stellte fest, dass sich die Beobachtungshäufigkeit in Abhängigkeit von der Nachtzeit verändert. Die Beobachtbarkeit hängt hauptsächlich davon ab, in welcher Art von Vegetation die Hasen sich aufhalten (SCHNEIDER, mdl. Mitt., PFISTER 1973). Wenn sich ein grösserer Teil der Hasen einer Population in Feldern aufhält, deren Vegetation die Beobachtung erschweren oder gar verhindern, so ist es unmöglich, das Verteilungsmuster richtig zu

beurteilen. Die Ueberprüfung der methodischen Probleme bei Anwendung der Scheinwerfer-Streifen- und Flächentaxation (PFISTER in Vorb.) zeigen, dass in den circadianen Phasen hoher Aktivität ein relativ hoher Anteil der vorhandenen Hasen beobachtet werden kann. Dafür spricht auch die von MERZ (1976) gefundene Wiederbeobachtungsrate bei markierten Individuen von über 90 %. Offenbar halten sich die Hasen während der nächtlichen Aktivität vor allem auf Feldern mit eher niedriger Vegetation auf, denn bereits in mittelhoher Vegetation sind sie wegen ihrer geringen Körpergrösse schwierig zu entdecken. Würde sich bspw. die Hälfte der Hasen in einer Vegetation von mehr als 35 cm Höhe aufhalten, so würde die Wiederbeobachtungsrate auf 70 - 45 % absinken (PFISTER, in Vorb.). Diese Erfahrungen rechtfertigen die Annahme, dass aus der Verteilung der kartierten Standplätze auf das effektive Verteilungsmuster der Hasen geschlossen werden kann.

Mein Ziel war es herauszufinden, in welcher Weise und zu welchen Nachtstunden die Einflussgrössen "Vegetation" und "Sozialverhalten" das Verteilungsmuster der Hasen im Populationsraum "Selzacherwiti" prägen. Ich versuchte bei der Auswertung, die methodisch bedingten zeitlichen Effekte zu berücksichtigen.

7.2. Datenmaterial und Auswertungsmethodik

7.2.1. Datenmaterial

Für die Untersuchung der Einflüsse der Vegetation und der Nachtzeit auf das Verhalten und das Verteilungsmuster der Hasen in der Selzacherwiti eignete sich das systematisch zu allen Nachtstunden gesammelte Datenmaterial aus 13 Flächentaxationen im Juli 1973. Innerhalb von 2 Wochen wurden insgesamt 797 Hasen-Standplätze protokolliert.

7.2.2. Auswertungsmethodik

Um die mit Sicherheit multipel vernetzten Einflussgrössen Vegetationstyp, Wuchshöhe-Kategorie und raum-zeitliches Angebot möglicher Standort-Felder sowie die Nachtzeit einerseits und das variable Verhalten der Hasen andererseits in ihrer Bedeutung für das raum-zeitliche Verteilungsmuster der Population einzeln erfassen zu können, entschloss ich mich, das Datenmaterial entsprechend zu schichten. Ich verzichtete auf eine multifaktorielle Aus-

wertungsmethode. Dies war vertretbar, weil die Hierarchie der Einflussfaktoren relativ klar war und ich den Einfluss von Interaktionen zwischen den Einfluss-Variablen durch gezielte Schichtung vermindern konnte (vgl. PFISTER, in Vorb.). Ich versuchte die Einflussgrößen einzeln darzustellen und die jeweils unerwünschten Faktoren schrittweise rechnerisch zu eliminieren.

Vorerst musste ein durch die Art des methodischen Vorgehens entstandener, systematischer Fehler korrigiert werden. Wie aus Abb. 1 c hervorgeht, wurde das Gebiet nach einem gleichbleibenden Routenplan befahren (Streckenabschnitte 1-23). Verändert wurde nur der Zeitpunkt des Taxationsbeginns. Mit Rücksicht auf die mit einsetzender Ernte Ende Juli zu erwartenden starken Veränderungen im Vegetationsmuster war es notwendig, die Taxationsserie auf eine Woche zu beschränken, um saisonal vergleichbare Werte zu erhalten. In der Zeit vom 18. - 31.7.1973 war die landwirtschaftliche Aktivität bis kurz vor Abschluss der Taxationsserie gering und die Veränderungen im Vegetationsmuster vernachlässigbar. Hingegen konnten in der sehr beschränkten Zeit nicht alle Teile des Untersuchungsgebietes zu jeder Nachtzeit abgeleuchtet werden. Eine systematische Bevorzugung einzelner Teilareale wurde durch den stereotypen Routenplan verhindert, doch wurden im Zeitplan den randlichen Nachtstunden weniger Bedeutung zugemessen (Abb. 28), weil während der Dämmerung nur ein geringer Teil der Hasen aktiv war. Bei der Auswertung wurden deshalb die Randstunden zum Teil weggelassen oder mit andern Stunden zusammengefasst.

Standortpräferenzen für bestimmte Kulturtypen und Wuchshöheklassen

Als Grundlage für die Berechnung zeitabhängiger Unterschiede ermittelte ich die im Durchschnitt beobachtete Hasenhäufigkeit für die einzelnen Kulturtypen und Wuchshöheklassen (siehe Sichtbehinderungs-Schätzwerte in Abb. 3) und teilte sie durch die Fläche (in km^2) des Gesamtangebots je Standortqualität. Diese Durchschnittsdichtewerte verwendete ich bei der Prüfung zeitabhängiger Standortpräferenzen als Erwartungswerte (= durchschnittliche Präferenzdichten). Da ich aufgrund der hohen Wiederbeobachtungsrate bei markierten Hasen annehmen konnte, dass ich fast alle Hasen erfasst hatte, liess ich bei der Schätzung der Präferenzwerte die schlechtere Beobachtbarkeit der Hasen in höherer Vegetation ausser acht. Bei der Interpretation der Befunde wird hingegen darauf eingegangen.

Standortpräferenzen in Abhängigkeit von der Nachtzeit

Zuerst untersuchte ich, ob die Beobachtungshäufigkeit pro Zeitintervall den Erwartungen entspricht. Die Erwartungswerte errechnete ich aufgrund der flächenmässigen Zusammensetzung der Vegetation in den pro Zeitintervall taxierten Arealen und den durchschnittlichen Präferenzdichten für die einzelnen Kulturtypen und Wuchshöheklassen. Für die Auswertung der zeitabhängigen Standplatzwahl benutzte ich die gleiche Methode und berechnete je Zeitintervall die Abweichungen von den entsprechend der durchschnittlichen Präferenzdichte zu erwartenden Werten. Ich gewichtete die Zeitabschnitte nicht und nahm in Kauf, dass die Befunde über die Verhältnisse in den Randstunden wegen der teils geringen Zahl an Stichproben weniger verlässlich waren.

Verhaltensänderungen beim Feldhasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit

Ich quantifizierte die eventuell aussagekräftigen Verhaltensmuster aufgrund der Protokolle aus der gleichen Beobachtungsperiode vom Juli 1973. Dabei bestimmte ich je Stunde die Zahl der Hasen, die innerhalb der protokollierten individuellen Verhaltenssequenzen mehrmals oder zumindest eindeutig während min. 3 Sekunden ein definierbares Verhalten zeigten (s.a. Tab. 1 a). Im Zusammenhang mit der Standplatzwahl interessierten mich die Zeitabhängigkeit der Häufigkeit von sozialen Interaktionen, des lokomotorischen Verhaltens, des Nahrungsverhaltens und der Verhaltenselemente, die möglicherweise oder mit Sicherheit auf Feindvermeidung und Unsicherheit hindeuten. Obwohl nicht oft beobachtet, ermittelte ich auch die Häufigkeiten von Elementen des Komfortverhaltens sowie von Fluchtreaktionen auf das Scheinwerferlicht. Das Feindvermeidungsverhalten tritt mit Sicherheit störungsbedingt auf und ergibt im Hinblick auf behandelte Fragestellung keine relevante Aussage. In erster Linie interessierte mich die Zeitabhängigkeit des Sozialverhaltens. Auch hier musste bei der Auswertung berücksichtigt werden, dass die Verhältnisse durch die mit der Beobachtungstechnik verbundenen Störwirkungen beeinflusst werden. Dies würde die relativ geringe Beobachtungshäufigkeit sozialer Interaktionen erklären. Andererseits kann man annehmen (PFISTER in Vorb.), dass das Verteilungsmuster durch die Beobachtungsmethode eher geringfügig beeinflusst wird. Die beobachteten Individualdistanzen geben verlässlichere Hinweise auf die Stärke der sozialen Aktivität. Ich ermittelte deshalb die Zahl der innerhalb von Gruppen (Individualdistanzen zwischen

0-25 m) beobachteten Hasen je Zeitintervall und verglich diese Gruppierten-Häufigkeit mit den entsprechenden Erwartungswerten. Die Erwartungswerte errechnen sich als Summe der Produkte aus den durchschnittlich zu erwartenden Gruppiertendichten und der abgeleuchteten Fläche je Vegetationstyp je Zeitintervall.

Soziale Komponente im nächtlichen Verteilungsmuster

Wir haben bereits gesehen, dass die Hasen ihre Standorte und ihren Gruppierungsgrad wohl auch aufgrund rein sozialer Faktoren wählen. Die Frage soll nun entschieden werden. Um dies fundierter belegen zu können, suchte ich in den Daten nach weiteren Informationen. Da sich Verteilungsmuster ausschliesslich an definierbaren Distanzgradienten erkennen lassen, bestimmte ich die kürzesten Distanzen zwischen jedem von Gruppen besetzten Feld (= gruppenpositive Felder) und allen im Umkreis von 800 m liegenden benachbarten "gruppenpositiven" Feldern sowie jenen Feldern, auf denen Gruppen vorkommen könnten (= potentielle Gruppen-Felder, s. unten). Als Messpunkte benutzte ich die Mittelpunkte der gruppenpositiven Felder, als Referenzpunkte die Mittelpunkte der benachbarten Felder. Zu den potentiellen Gruppen-Feldern zählte ich alle Feldertypen, auf denen im Verlauf der Taxationen effektiv Gruppen beobachtet worden waren. Ich fasste die ermittelten Nachbardistanzen in 100-Meter-Distanzklassen zusammen, und zwar getrennt für die Randstunden nach Einbruch der Nacht (Randstunden I: 19.30 - 22.29 Uhr), die zentralen Stunden um Mitternacht herum (22.30 - 01.29 Uhr) und die Randstunden vor Morgenbeginn (Randstunden II: 01.30 - 05.30 Uhr). Unter der Annahme, dass alle potentiellen Gruppen-Standorte - also auch die weniger geeigneten - zufällig über den Distanzgradienten zwischen 0 und 800 m verteilt seien und die Hasen sich distanzunabhängig auf diesen Feldern gruppierten, könnte man bei allen Distanzklassen eine dem Standort-Angebot entsprechende Gruppierten-Häufigkeit erwarten (Null-Hypothese). Ich prüfte die Hypothese, dass Gruppen sich bevorzugt auf Feldern bilden, die in bestimmten Abständen auseinanderliegen.

7.3. Resultate

7.3.1. Standortpräferenzen bezüglich Vegetationstypen und Wuchshöhe der Vegetation

Die aus der Gesamtzahl der im Juli beobachteten Hasenstandplätze und der total abgeleuchteten Fläche errechnete Durchschnittsdichte beträgt 18.2 Hasen pro 100 ha. Dieser Wert ist um 30 % grösser als die im April des gleichen Jahres ermittelte Durchschnittsdichte. 9.5 % der insgesamt 779 Hasenbeobachtungen wurden als subadulte Tiere eingeschätzt. 41.6 % der protokollierten Hasen wurden innerhalb von Gruppen beobachtet. Im Durchschnitt umfassten Hasengruppen 2.2 Individuen. Diese Durchschnittswerte bildeten die Vergleichsbasis für die Bestimmung von Standortpräferenzen.

Wie aus Tab. 27 ersichtlich ist, ergaben sich eindeutige Abweichungen der auf den verschiedenen Kulturen beobachteten Hasen-Häufigkeiten von den bei zufälliger Verteilung der Hasen zu erwartenden Häufigkeiten. Die Unterschiede sind derart markant, dass auf einen statistischen Test verzichtet werden kann. Die Unterschiede sind auch dann noch ausgeprägt, wenn man nur diejenigen Kulturen berücksichtigt, auf denen die Wuchshöhe der Vegetation die Beobachtung von sich darin aufhaltenden Hasen zuließ. Die in Tab. 27 aufgeführten Erwartungswerte sind rein theoretisch, da rund 60 % der aufgeführten Kulturen der Beobachtung nicht zugänglich sind (Sichtbehinderungsgrad SB = 2.2 - 3.0). Die Präferenzen der Hasen für bestimmte Kulturtypen und Wuchshöheklassen können aufgrund der beobachteten Hasendichte (Anzahl beobachteter Hasen / 100 ha in Tab. 27) geschätzt werden. Die höchsten Dichten beobachtete ich auf Feldern mit Jungsaat und auf Stoppelfeldern, hohe Dichten in Wiesen, Kleefeldern und auf durch Wind und Regen niedergedrückten Getreidefeldern. Allgemein nimmt die beobachtete Dichte mit zunehmender Wuchshöhe bei allen Kulturen ab. Die für die verschiedenen Kulturen ermittelten Dichtewerte sind in den einzelnen Wuchshöheklassen direkt vergleichbar. In der niedrigsten Wuchshöheklasse (SB = 0.0 - 0.39) wurde die höchste Dichte auf Stoppelfeldern mit wild spriessendem Jungweizen, Gras und Klee festgestellt; es folgen mit der zweithöchsten Dichte Getreidefelder mit Jungsaat. Auf Kleefeldern und Wiesen mit oder ohne Kleeanteil ist die Dichte ebenfalls hoch, am geringsten auf Wiesen ohne Kleeanteil. Weit unter dem Wert, den man bei zufälliger Verteilung der Hasen erwarten würde, liegt die Dichte bei Ge-

treidefeldern, die durch Wind und Regen niedergedrückt waren. Die dort auftretenden Hasen waren gut sichtbar. Offensichtlich ist niedergedrücktes Getreide als Standort wenig attraktiv.

Auf Feldern mit einer Vegetationshöhe zwischen etwa 10 - 30 cm (Wuchshöheklasse mit einem Sichtbehinderungsgrad von 0.4 - 0.79) wie auch in der nächsthöheren Wuchshöheklasse (SB = 0.80 - 1.59) wird Klee offensichtlich am stärksten bevorzugt. Stoppelfelder und Felder mit Jungsaat kommen in diesen Klassen nicht mehr vor.

Die Unterschiede in der Hasendichte auf Feldern mit niedriger Vegetation, in denen Hasen in der Regel nicht zu übersehen sind, lassen den Schluss zu, dass Präferenzen bestehen, die wahrscheinlich nahrungsbedingt sind. Ein Vergleich der beobachteten Hasendichte in Kulturen mit hoher Vegetation ist wenig sinnvoll, da die Beobachtbarkeit gering ist. Immerhin darf man aufgrund der hohen Wiederbeobachtungsrate bei markierten Hasen annehmen, dass sich nachts nur wenige Hasen darin aufhalten. In den hochwüchsigen Vegetationstypen wurden mit Ausnahme einzelner Fälle in Rübenfeldern nie Hasen beobachtet, obwohl in der Randzone von Maisfeldern und vor allem bei noch nicht allzu hohen Kartoffelstauden Hasen mit einer gewissen, wenn auch minimalen Beobachtungswahrscheinlichkeit entdeckt werden könnten. Auf eine statistische Überprüfung der teilweise sehr ausgeprägten Dichteunterschiede kann verzichtet werden, weil die je Kulturtyp und Wuchshöheklasse ermittelten durchschnittlichen Dichtewerte lediglich zur Berechnung der Erwartungswerte für die einzelnen Zeitintervalle dienen.

7.3.2. Standortpräferenzen in Abhängigkeit von der Nachtzeit

Aufgrund der für die einzelnen Kulturtypen und Wuchshöheklassen gefundenen durchschnittlichen Dichtewerte berechnete ich pro Halbstundenintervall die Hasenhäufigkeit, welche entsprechend der Vegetationszusammensetzung in den taxierten Teilarealen zu erwarten wäre. Ich verglich diese Erwartungswerte (E) mit den je Zeitintervall beobachteten Hasenhäufigkeiten (B). Der Quotient $B-E/E$ ($E \neq 0$) ergibt ein relatives Mass für die Stärke der Abweichungen von den Erwartungswerten. Ist der Quotient gleich Null, so stimmen Beobachtungs- und Erwartungswert überein. Aus Abb. 30 geht hervor, dass in den Randstunden der Nacht weniger, in den zentralen Stunden zum Teil mehr Hasen als erwartet beobachtet wurden.

Die relativen Abweichungen vom Erwartungswert pro halbstündigen Zeitintervallen zeigen generell eine zeitabhängige Zunahme der Werte gegen Mitternacht und eine entsprechende Abnahme ab Mitternacht bis zum Morgengrauen. Dieser zeitabhängige Trend lässt sich anhand der stündlichen Werte mit der Gleichung:

$$y = 0.0346 x^2 + 0.3596 x - 0.722$$

gut annähern ($R^2 = 0.8224$; $\hat{F} = 16.207$. $P < 0.01$). Der Trendwendepunkt liegt zwischen 00.00 und 01.00 Uhr, also ziemlich genau in der Mitte der nächtlichen Aktivitätsphase. Die Fluktuationen der Halbstunden-Werte können zufalls- oder methoden-bedingt sein; wie wir später noch sehen werden, könnten sie aber auch teilweise auf das Verhalten der Hasen zurückzuführen sein. Allgemein weist der Befund darauf hin, dass in den nächtlichen Randstunden ein Teil der Hasen sich in der hochwüchsigen Vegetation aufhält, wo sie nicht beobachtet werden können oder vermehrt übersehen werden. Die positiven Abweichungen im Bereich der zentralen Nachtstunden könnten auch von einer erhöhten lokomotorischen Aktivität der Hasen herrühren, welche die Doppelbeobachtungsrate zeitabhängig erhöht.

Die Abweichungen der beobachteten Häufigkeiten pro Zeitintervall von den Erwartungswerten sind nicht zufällig (Tab. 28: $\chi^2 = 74.57$; d.f. 20. $P < 0.001$). Hochsignifikante Abweichungen ergeben sich auch, wenn man nur den verlässlicher bearbeiteten Zeitabschnitt zwischen 20.00 - 04.00 Uhr prüft ($\chi^2 = 41.3$; d.f. 16. $P < 0.001$). Ein Teil der Signifikanz wird wahrscheinlich durch die in Abb. 30 erkennbaren trendunabhängigen Fluktuationen bewirkt.

Betrachtet man die verschiedenen Kulturtypen und Wuchshöheklassen im einzelnen, so ergeben sich ebenfalls Abweichungen von den Erwartungswerten pro Zeitintervall (Tab. 29 a-e). Die Abweichungen bei Feldern mit einem Sichtbehinderungsgrad zwischen 0.0 und 0.4 (Abb. 31) zeigen den gleichen zeitabhängigen Trend wie die allgemeinen Abweichungen in Abb. 30. Dies bedeutet, dass der Trend mit der Hasenhäufigkeit auf Feldern mit niedriger Vegetation, also mit der Beobachtbarkeit zusammenhängt. Für die Beurteilung der Zeitabhängigkeit von Standortpräferenzen benutzte ich im folgenden Erwartungswerte, die um diesen Trend korrigiert waren. Für die Korrektur wählte ich folgendes Verfahren. Ich berechnete nach der oben angegebenen

Gleichung die relativen Abweichungen von den bei gleichbleibender, nachtzeitunabhängiger Beobachtungswahrscheinlichkeit zu erwartenden Werten je Zeitintervall. Diese Werte subtrahierte ich von den bei den einzelnen Vegetationstypen in den entsprechenden Zeitintervallen ermittelten relativen Abweichungen. Die korrigierten Werte sind für einzelne interessierende Vegetationstypen in Tab. 30 angegeben.

Abb. 32 zeigt die korrigierten Abweichungen bei einzelnen Kulturtypen der Sichtbehinderungsklasse 0.5 - 0.8 in Abhängigkeit von der Nachtzeit. Es handelt sich um Wiesen, Wiesen mit Kleeanteil und Kleefelder. Der allgemeine zeitabhängige Trend lässt auf eine Bevorzugung dieser Standorte in den Randstunden schliessen. Zwischen 23.00 und 03.00 Uhr sind die Abweichungen hingegen grösstenteils negativ, was darauf hinweist, dass in diesen zentralen Nachtstunden entweder Felder mit sehr niedriger Vegetation oder aber hochwüchsige Kulturen als Standorte bevorzugt werden. Betrachtet man Tab. 30, so sieht man, dass alle gut beobachtbaren Vegetationstypen in den Zeitintervallen 23.00 - 23.30 Uhr, 00.30 - 01.30 Uhr und 02.00 - 02.30 Uhr Häufigkeits-Defizite aufweisen. Daraus folgt, dass offenbar zu diesen Zeiten ein Teil der Hasen in der hochwüchsigen Vegetation verschwindet, wo sie übersehen werden oder nicht beobachtbar sind.

7.3.3. Das Verhalten der Feldhasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit

Eine verminderte Beobachtbarkeit auf Feldern mit mittelhoher Vegetation (SB 0.5 - 0.8) ist nur dann anzunehmen, wenn die Bevorzugung solcher Vegetationstypen mit einem Verhalten gekoppelt ist, das die sichtbehindernde Wirkung der Wuchshöhe verstärkt, wie bspw. geringe lokomotorische Aktivität oder unterdurchschnittliche Silhouettenhöhe. Ich versuchte deshalb herauszufinden, ob bestimmte Verhaltensmuster mit der Standortwahl korreliert sind und allgemein, ob sich das Verhalten zeitabhängig verändert. In Tab. 31 sind die Beobachtungshäufigkeiten für verschiedene Verhaltensmuster bzw. -elemente pro Zeitintervall von 1 Stunde zusammengestellt. Rund 56 % aller beobachteten Hasen zeigten Lokomotionsverhalten, 34 % Elemente der Unsicherheit oder der Feindvermeidung, 28 % wurden beim Fressen beobachtet, 9 % waren mehr oder weniger ausgeprägt sozialaktiv und nur 1-2 % reagierten mit Flucht auf das Scheinwerferlicht. Komfortverhalten konnte ich nur bei knapp 1 % der Hasen

beobachten, und zwar in der Zeit zwischen 01.00 - 03.00 Uhr. Die Häufigkeit von Fluchtreaktionen ist allgemein sehr gering. Sie folgt nicht der Häufigkeitszunahme bei den gesamthaft pro Stunde beobachteten Hasen. Dies bedeutet, dass sich die durch das Scheinwerferlicht bedingte Flucht auf vereinzelte Fälle beschränkt und im Zusammenhang mit der Standortwahl oder anderen Verhaltensmustern nichts aussagt. Hingegen kann das zeitlich beschränkte Auftreten von Komfortverhalten als qualitativer Hinweis eine gewisse Bedeutung haben. Wegen der geringen Anzahl beobachteter Hasen mit Komfort- und Fluchtverhalt musste auf eine statistische Prüfung zeitabhängiger Unterschiede verzichtet werden. Bei den häufiger auftretenden Verhaltensmustern ergeben sich zum Teil signifikante Abweichungen von den Erwartungswerten je Stunde im Verlaufe der Nacht. Die Beobachtungshäufigkeiten beim Sozialverhalten wie auch bei Elementen der Unsicherheit und Feindvermeidung sind signifikant verschieden von den Erwartungswerten. Dies ergibt einen Hinweis auf zeitliche Abhängigkeit. Soziale Interaktionen wurden überdurchschnittlich häufig zwischen 21.00 und 00.00 Uhr beobachtet. Die stärkste positive Abweichung wurde im Zeitintervall vor Mitternacht festgestellt, die markantesten negativen Abweichungen in den beiden Stunden danach. Gesamthaft resultiert für den Zeitabschnitt von 21.00 - 04.00 Uhr ein $\chi^2 = 18.35$ (d.f. 6; $p < 0.01$). Die Randstunden weisen zu geringe Häufigkeiten auf, um eine Aussage zu machen. Beim Feindvermeidungsverhalten ergibt sich ein $\chi^2 = 23.47$ (d.f. 8; $p < 0.01$) für den Zeitraum von 20.00 bis 05.00 Uhr. Die stärksten negativen Abweichungen beschränken sich auf die ersten Nachtstunden (20.00 - 23.00 Uhr), die stark positiven Abweichungen auf die 2 darauffolgenden Stunden. Es scheint also, dass sich vor allem die zentralen Nachtstunden durch eine höhere soziale Aktivität und eine ausgeprägtere Empfindlichkeit auf die Störung durch den Scheinwerfereinsatz auszeichnen. Die Abweichungen von den stündlichen Erwartungswerten sind bei der Beobachtungshäufigkeit des lokomotorischen Verhaltens wie auch bei der Fressaktivität nicht signifikant. In Tab. 31 fällt auf, dass die negativen Abweichungen bei der lokomotorischen Aktivität auf die Randstunden beschränkt sind, wogegen beim Fressverhalten keine tendenzielle zeitliche Zuordnung möglich ist. Die einzige, relativ markante negative Abweichung wurde bei der Lokomotion im Zeitintervall von 20.00 - 21.00 Uhr festgestellt. Diese eventuell geringe Bewegungsaktivität fällt mit der stärksten positiven Abweichung in der Beobachtungshäufigkeit

fressender Hasen zusammen. Eine Tendenz zu höherer Fressaktivität scheint sich zwischen 20.00 - 22.00 Uhr und 01.00 - 02.00 Uhr abzuzeichnen. Da diese Tendenzen jedoch nicht gesichert sind, dürfen sie in der Diskussion nicht bewertet werden. Allgemein kann man festhalten, dass das Auftreten von Elementen der Fortbewegung der Zahl der aktiven Hasen entspricht und logischerweise dann eine etwas erhöhte Bewegungsaktivität beobachtet werden kann, wenn ein grösserer Teil der Hasen sich ausserhalb der Deckungen aktiv verhält. Sieht man bei der Beobachtungshäufigkeit fressender Hasen von möglicherweise bestehenden zeitabhängigen Tendenzen ab, so trifft es offenbar zu, dass Hasen während der nächtlichen Aktivität jederzeit und überall Nahrung aufnehmen. Zu diesem Schluss kam ich bereits bei der Interpretation von Abb. 26.

Wie diese Auswertungsergebnisse zeigen, ist einzig beim Sozialverhalten eine Aussage hinsichtlich der Standortwahl in Abhängigkeit von der Nachtzeit zu erwarten. Da nur bei 9.2 % der Hasen soziale Interaktionen beobachtet wurden, benutzte ich die Gruppierten-Häufigkeit als Mass für die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von sozialen Verhaltenselementen. Definitionsgemäss sind nur zwischen gruppierten Hasen soziale Interaktionen zu erwarten. Die Gruppierungstendenz war als prozentualer Anteil der gruppierten Individuen an der gesamthaft pro Zeitintervall beobachteten Hasenzahl problemlos zu quantifizieren. Ich verglich die beobachtete Gruppierten-Häufigkeit mit dem Erwartungswert je Zeitintervall. Die Erwartungswerte errechnen sich als Summe der Produkte aus den durchschnittlich pro Vegetationstyp beobachteten relativen Gruppierungshäufigkeiten (Tab. 27) und der abgeleuchteten Fläche pro Vegetationstyp und Zeitintervall. Die Abweichungen von den Erwartungswerten bestimmte ich für jedes Stundenintervall (Tab. 32a). Die relativen Abweichungen sind signifikant nicht zufällig ($\chi^2 = 42.25$; d.f. 10, $P < 0.001$). Sie sind ähnlich wie bei der Gesamtzahl der pro Stunde beobachteten Hasen (Abb. 30). Die Vergleichszahlen sind in der erwähnten Tabelle nochmals aufgeführt. Die zeitabhängige Häufigkeit gruppierter Hasen folgt also dem gleichen Trend, wie für die Beobachtungshäufigkeit der Hasen allgemein in Abb. 29 dargestellt wurde. Mit anderen Worten bleibt der Anteil gruppierter Hasen an der Gesamtzahl der vorhandenen Hasen unabhängig von der Art des Standortes und der Zeit immer ungefähr gleich. Dies ist auch aus Tab. 32 b ersichtlich, wo die Erwartungswerte für die Gruppierten-Häufigkeit in Prozenten angegeben sind.

Der Anteil der Gruppierten liegt während der ganzen Nacht zwischen 38.1 und 43.2 %. Ich möchte zur Erleichterung des Verständnisses hier nochmals hervorheben, dass die beschriebene Definition der Erwartungswerte sowohl die vegetationsbedingte Sichtbehinderung wie die Standortpräferenzen der aktiven Hasen rechnerisch berücksichtigt. Durch Eliminierung des zeitlichen Einflusses auf die standortbedingte Beobachtungshäufigkeit der gruppierten und der nichtgruppierten Hasen resultiert also eine von der nachtzeitlichen Aktivität unabhängige relative Gruppierungshäufigkeit von etwa 40 %. Dieser Befund führt zu interessanten Überlegungen bei der Beurteilung des generellen Verteilungsmusters der Population, auf das ich später noch eingehen werde. Die absoluten Unterschiede zwischen der durch die Vegetation beeinflussten prozentualen Gruppierten-Häufigkeit und der vegetations- und zeitunabhängig zu erwartenden, prozentualen Gruppierten-Häufigkeit je Stunde sind vor allem in den Randstunden sehr stark (Tab. 32b). Ich betrachtete die Gruppierten-Häufigkeit noch differenzierter, indem ich 30-Minuten-Intervalle wählte. Als Vergleichsbasis benutzte ich einerseits die dem Flächenangebot an verschiedenen Vegetationstypen entsprechende Gruppiertenhäufigkeit (= Erwartungswert) und andererseits den im Verlauf der Nacht beobachteten durchschnittlichen prozentualen Anteil an Gruppierten von 41.55 % (= mittlere Gruppierungstendenz). Die Abweichungen von der erwarteten Gruppiertenhäufigkeit sind unter der Bezeichnung S pro 30-Minuten-Intervall in Tab. 33 angegeben. Die S-Werte wurden wiederum korrigiert, um den in Abb. 29 dargestellten generellen Trend zu eliminieren. Diese trendfreien Abweichungen von der erwarteten Gruppiertenhäufigkeit sind mit S_1 bezeichnet. Bei den absoluten Abweichungen von der mittleren Gruppierungstendenz (S_2) war eine Korrektur nicht notwendig. Weder die S_1 -Werte noch die S_2 -Werte erwiesen sich als signifikant nicht zufällig. Im folgenden versuche ich z.T. auf rein qualitativer Basis, mögliche zeitliche Zusammenhänge zu beschreiben. Bei den S_1 -Werten (Abweichungen von der erwarteten Gruppiertenhäufigkeit) ist u.a. eine stark positive Abweichung in der ersten Hälfte der Stunde zwischen 23.00 - 00.00 Uhr feststellbar. In dieser Stunde wurde auch der relativ höchste Werte an sozialen Interaktionen beobachtet (Tab.31). Die S_1 -Werte sind im übrigen signifikant positiv mit den Abweichungen von den auf Stoppelfeldern erwarteten Häufigkeiten in Tab. 30 korreliert (lineare Regression: $r = 0.8336$; d.f. 13, $t = 5.441$. $p < 0.01$). Betrachtet man

die S_2 -Werte (absolute Abweichungen von der mittleren Gruppierungsfrequenz), so ergibt sich die Vermutung, dass tiefe Werte entweder gleichzeitig (21.30 - 22.00 Uhr) mit höheren positiven S_1 -Werten, oder kürzere Zeit danach auftreten (00.00 - 01.00 und ab 04.30 Uhr). Der Eindruck einer gewissen Gesetzmässigkeit wird jedoch abgeschwächt, weil die tiefen S_2 -Werte zwischen 01.30 - 03.00 Uhr in keiner Weise mit einem positiven S_1 -Wert in Beziehung gebracht werden können. Vergleicht man die zeitabhängigen Veränderungen der S_2 -Werte mit den Häufigkeitsveränderungen sozialer Interaktionen in Tab. 31, so scheint sich zuerst die Gruppierten-Häufigkeit dem nächtlichen Durchschnitt zu nähern (21.00 - 22.00 Uhr), gefolgt von gesteigerter sozialer Aktivität zwischen 21.00 - 00.00 Uhr. Nach Mitternacht sinkt die Beobachtungshäufigkeit sozialer Interaktionen wieder, doch bleibt die prozentuale Gruppierungshäufigkeit bis 03.00 Uhr nahe beim generellen Durchschnittswert. Wie Abb. 33 a und b zeigen, stimmen die Maxima der zeitlichen Verteilung der S_2 -Werte deutlich mit den stärksten negativen Abweichungen überein, die im Durchschnitt bei Feldern der Sichtbehinderungsklasse 0.4 - 0.8 festgestellt wurden. Da es sich bei den S_2 -Werten sowohl um negative wie positive Abweichungen handelt, lässt sich diese - qualitativ erkennbare - Übereinstimmung nicht durch Unterschiede in der Beobachtbarkeit erklären. Hingegen trifft es möglicherweise zu, dass ein tatsächlicher Zusammenhang zwischen Standortwahl und Gruppierten-Häufigkeit in Abhängigkeit von der Nachtzeit besteht. Die Frage des kausalen Zusammenhangs lässt sich nicht eindeutig klären, doch ist es denkbar, dass entweder die Standortwahl die Bildung bzw. Auflösung von sozialen Gruppen beeinflusst, oder aber die soziale Aktivität die Standortwahl mitbestimmt (MERZ 1976). Wie aus Tab. 34 hervorgeht, ist die Beobachtungshäufigkeit von sozialen Interaktionen nicht standortspezifisch ($\chi^2 = 0.835$; d.f. 2. $p < 0.30$). Auch die zeitliche Verteilung der S_2 -Werte lässt sich nicht mit der zeitabhängigen Verteilung eines bestimmten Vegetationstyps in Zusammenhang bringen. Man könnte daraus schliessen, dass die S_2 -Werte die zeitabhängige Bildung und Veränderung eines übergeordneten sozialen Verteilungsmusters widerspiegeln, das sich teilweise auch auf die Standortwahl zu bestimmten Zeiten in der nächtlichen Aktivitätsphase auswirkt. Geht man von der Annahme aus, dass die durchschnittliche Gruppierten-Häufigkeit von etwa 40 % als Kenngrösse des vermuteten sozialen Verteilungsmusters gelten kann, so lässt sich aus Tab. 33 folgern, dass ein solches

Verteilungsmuster während der ersten zwei Nachtstunden gebildet und mit gewissen Schwankungen bis gegen Morgen beibehalten wird. Als ergänzenden Hinweis erachte ich die überdurchschnittliche Häufigkeit von Hasen auf den Feldwegen, wie sie in der Zeit von 19.30 - 22.00 Uhr beobachtet werden konnte (Tab. 35). Während die Abweichungen von der je Stunde auf Wegen zu erwartenden Anzahl Hasen nach 22.00 Uhr im Bereich des Zufalls liegen, zeichnet sich der erste Drittel der Nacht durch signifikante Abweichungen aus ($\chi^2 = 8.711$; d.f. 2. $p < 0.05$). Man kann dies im Zusammenhang mit der Ausbildung eines spezifischen nächtlichen Verteilungsmusters so verstehen, dass für dessen Realisierung einzelne Individuen optimalere Standorte in teils grösserer Entfernung aufsuchen und dazu das Wegnetz benutzen, da die Fortbewegung im Feld immer wieder durch hochwüchsige Kulturen behindert wird. Dass der gleiche Effekt in den frühen Morgenstunden nicht wieder auftritt, könnte bedeuten, dass für die Ruhepause bei Tag Deckungen in der Nähe der in der aktiven Phase frequentierten Standorte aufgesucht werden. Da das Datenmaterial für eine gesicherte Aussage zu klein ist, bleibt es bei dieser Vermutung.

7.3.4. Vegetationsunabhängige soziale Komponente im Verteilungsmuster

Aus den bisherigen Resultaten ergeben sich Hinweise auf eine vegetations- und wahrscheinlich auch nachtzeit-unabhängige soziale Komponente im Verteilungsmuster der Hasen. Es ist zu erwarten, dass sich eine solche Komponente als Folge der Attraktionswirkung der von Gruppen besetzten Feldern in einer Unterbesetzung der benachbarten Felder ausprägt. Bei starken Attraktions- oder aber Abstossungsmechanismen wäre sogar ein tendenziell regelmässiges Verteilungsmuster zu erwarten. Nach MERZ (1976) vergrössert sich die Attraktivität eines Standortes mit zunehmender Zahl an eintreffenden Hasen. Nach dieser Vorstellung entscheiden sich die Individuen für den am nächsten gelegenen, sozial möglichst attraktiven Standort innerhalb ihres Aktionsraumes. Bezogen auf alle vorhandenen Individuen bedeutet dies, dass Standorte, die im Bereich einer grossen Zahl von Hasen liegen, sozial potentiell attraktiver sind als andere mit weniger Hasen im Attraktionsbereich. Die potentiell attraktivsten oder auch zufällig von vielen Hasen aufgesuchten Plätze ziehen theoretisch alle Hasen an, für die sie im Bereich des individuellen Radius liegen. Weiter entfernte Hasen schliessen sich mit grösserer Wahrscheinlichkeit einer näher gelegenen Gruppierung an. Eine rein auf dieser - verein-

fachend dargestellten - Gesetzmässigkeit beruhenden Verteilung aktiver Hasen würde theoretisch zu Abständen zwischen den Gruppierungen in der Grösse der doppelten individuellen Aktionsradien führen (vgl. die später diskutierten Abb. 37 und 38).

Ich erwartete aufgrund der bisherigen Befunde eine Tendenz zu regelmässiger Anordnung der Hasengruppierungen in Abständen, die annähernd dem Durchmesser des früher diskutierten sozialen Areals, also etwa 800 m entsprechen. Zur Prüfung dieser Hypothese ermittelte ich bei jedem von einer bis mehreren Gruppen besetzten Feld im Umkreis von 800 m die Zahl der ebenfalls von Gruppen besetzten Felder sowie die Zahl potentieller "Gruppen-Felder" pro 100 m-Distanzklasse des Abstandes zum Bezugsfeld. Als Referenzpunkte benutzte ich jeweils die Schnittpunkte der Diagonalen eines Feldes. Als potentielle "Gruppen-Felder" galten alle Feldertypen, auf denen im Verlauf der Taxationsserie Gruppen beobachtet werden konnten (s. Tab. 27). Als Nullhypothese galt, dass alle potentiellen "Gruppen-Felder" - also auch die weniger geeigneten - zufällig über den Distanzgradienten zwischen 0 und 800 m verteilt sind und die Hasen sich distanzunabhängig auf diesen Feldern gruppieren. Hierbei würde man bei allen Distanzklassen eine dem Standort-Angebot entsprechende Gruppiereten-Häufigkeit erwarten. In Tab. 36 a werden diese Erwartungswerte den beobachteten Werten gegenübergestellt. Für den Vergleich der bei zufallsmässiger Verteilung zu erwartenden mit der beobachteten Gruppiertenhäufigkeit unterschied ich in Abhängigkeit von der Nachtzeit drei Zeitabschnitte (Tab. 36 b), nämlich Randstunden I (19.30 - 22.29 Uhr), zentrale Stunden (22.30 - 01.29 Uhr) und Randstunden II (01.30 - 05.30 Uhr). Tab. 36 a zeigt allgemein eine lineare Zunahme der Zahl gruppenpositiver Felder mit der Zunahme des Angebots an potentiellen Gruppen-Feldern unabhängig von den Nachbarabständen (Abb. 34). Der Zusammenhang ist signifikant (lineare Regression: $r = 0.8532$; d.f. 6; $\bar{t} = 4.007$. $P < 0.01$). Betrachtet man hingegen die Distanzklassen im einzelnen, so erkennt man deutliche Abweichungen von den Erwartungswerten. Ich prüfte die 3 Zeitabschnitte "Randstunden I", "zentrale" Stunden und "Randstunden II" hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz mit Hilfe der zweifachen Rangvarianzanalyse von FRIEDMAN (in SACHS 1974). Wie aus Tab. 37 hervorgeht, sind die Rangunterschiede zwischen den Distanzklassen nicht zufällig ($\chi^2_{R,B} = 13.00$; $k = 8$, $n = 3$. $P < 0.05$). Dies bedeutet, dass das Verteilungsmuster der Gruppierungen in allen drei Zeitabschnitten

ähnlich ist. In Abb. 34 sind die Abweichungen von den Erwartungswerten in Abhängigkeit von der Nachbardistanz dargestellt. Bei allen drei nächtlichen Zeitabschnitten liegt die Zahl der von Gruppen besetzten Felder im Umkreis von 200 - 500 m signifikant unter den erwarteten Distanzklassen-Werten. Die stärksten negativen Abweichungen sind in den Klassen 200 - 300 m und 400 - 500 m festzustellen, die stärksten, signifikant positiven Abweichungen zwischen 0 - 100 m und 700 - 800 m. Deutlich ist auch ein in positiver Richtung weisendes Zwischenmaximum bei 300 - 400 m zu erkennen. Das Resultat besagt, dass Gruppen auf Feldern, die 700 - 800 m auseinanderliegen, gehäuft auftreten. Da die Abweichungen der beobachteten Klassenhäufigkeiten von den Erwartungswerten gesamthaft signifikant sind (Tab. 36 a: $\chi^2 = 40.45$; d.f. 7. $P < 0.001$), kann man den Schluss ziehen, dass dem Verteilungsmuster im Juli ein Distanzgradient von mindestens 700 m zugrundeliegt. Dies widerspricht dem früheren Befund über das Verteilungsmuster in diesem Monat (Abb. 27 b), der für eine Aehnlichkeit mit dem theoretischen Verteilungsmustermodell RM-325 m spricht. Das erkennbare Zwischenmaximum im Distanzbereich 300 - 400 m deutet zwar an, dass dieses Modell möglicherweise noch schwach zum Ausdruck kommt, doch dominiert offensichtlich der Distanzgradient von 700 - 800 m, nachdem der Einfluss des Standortangebotes rechnerisch berücksichtigt wurde. Grösse und Richtung der Abweichungen in Abhängigkeit von der Nachbardistanz im Juli haben nun eine auffallende Aehnlichkeit mit der Verteilungscharakteristik der Witi-Population im Januar-Februar nach Beginn der Fortpflanzungsaktivität. Die für jene Saison (V_2) ermittelten Abweichungen sind vergleichshalber ebenfalls in Abb. 35 angegeben. Diese Abweichungen sind zwar knapp nicht signifikant mit denjenigen im Juli korreliert, doch erlaubt die sichtbare Aehnlichkeit die Annahme, dass der doppelte im Durchschnitt bei Individuen festgestellte Aktionsradius bzw. der Durchmesser der Aktionsräume in beiden Jahresabschnitten wie eventuell auch in weiteren Jahresabschnitten das Verteilungsmuster innerhalb der Population grundlegend beeinflusst, wobei saisonale Effekte wie die variable Verteilung der Ressourcen sich modifizierend auf dieses Grundmuster auswirken. Ein Vergleich der Randstunden R (= y) mit den zentralen Stunden Z (= x) im Juli ergibt eine signifikante Korrelation zwischen den Abweichungen ($A_R:A_Z$) in den einzelnen Distanzklassen (Abb. 36: $r=0.8813$; d.f. 5; $t=4.168$. $P < 0.01$). Dies ist ein weiterer Hinweis auf die Richtigkeit der Annahme, dass das Verteilungsmuster der

nachtaktiven Hasen von einem nachtzeit- und vegetationsunabhängigen Distanzgradienten geprägt wird. Aus Tab. 36 b geht hervor, dass in den ersten Stunden nach Einbruch der Nacht die Abweichungen von den je Distanzklasse erwarteten Werten zwar denjenigen der späteren Stunden in etwa entsprechen, jedoch nicht signifikant sind, während im mittleren und letzten Drittel der Nacht die Abweichungen signifikant nicht-zufällig sind und wert- wie vorzeichenmässig gut übereinstimmen. Es scheint sich also zu bestätigen, dass ein übergeordnetes, wahrscheinlich soziales Verteilungsmuster in den ersten Nachtstunden entsteht und bis zur Morgendämmerung bestehen bleibt.

7.3.5. Beobachtungshäufigkeit von subadulten Hasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit

Im Zusammenhang mit der zeitabhängigen Häufigkeit sozial gruppierter Hasen interessierte mich schliesslich noch die Frage, wieweit subadulte Tiere daran mitbeteiligt sind. Tab. 38 gibt darüber Aufschluss. Hier sind alle in Tab. 10 erwähnten Junghasenklassen zusammengefasst. Das Auftreten von Junghasen ausserhalb der Deckungen während der nächtlichen Aktivitätsphase entspricht generell der Beobachtungshäufigkeit der aktiven adulten Hasen. In einzelnen Stunden jedoch entspricht die Beobachtungshäufigkeit subadulten Hasen nicht dem durchschnittlich zu erwartenden Anteil an der gesamten Anzahl beobachteter Hasen in den betreffenden Zeitabschnitten. Die Abweichungen von den Erwartungswerten sind signifikant ($\chi^2 = 13.44$, d.f. 6. $P < 0.05$). Markante negative Abweichungen ergeben sich zwischen 23.00 - 00.00 Uhr und weniger ausgeprägt zwischen 02.00 - 03.00 Uhr. Im Zeitintervall 03.00 - 04.00 Uhr resultiert eine beachtliche positive Abweichung. Junghasen wurden häufiger in der zweiten Nachthälfte innerhalb von Gruppen beobachtet. Der Unterschied ist ebenfalls signifikant (s. Tab. 38). Bei Junghasen ausserhalb von Gruppen ist hingegen kein zeitlicher Trend feststellbar. Interessant ist das Häufigkeitsdefizit an Junghasen in der Stunde zwischen 23.00 - 00.00 Uhr, wo allgemein eine starke Zunahme in der Zahl der sozialen Interaktionen beobachtet wurde. Es ist denkbar, dass subadulte Hasen im Vergleich zu adulten zeitlich verzögert von sozial attraktiven Standorten angezogen werden, dass aber die soziale Integration in bestehende Gruppen oder aber die Bildung von aus Jungtieren bestehenden Gruppierungen (in unserem Team "Junghasen-Balletts" genannt) eher in den Nachtstunden mit geringerer sozialer Aktivität bei den Adulten erfolgt.

7.4. Diskussion

FIECHTER (1974) bestimmte im März und April sehr differenziert die Grösse der Ortsverschiebungen in Abhängigkeit von der Nachtzeit. Mit Hilfe der Radiotelemetrie erhielt er für einige mit Sendern markierte Hasen in der Selzacherwiti Werte für die Dislokationstendenz pro 15-Minuten-Intervall. Die sich in den Dislokationen widerspiegelnde zeitabhängige lokomotorische Aktivität ergab eine bimodale Aktivitätskurve, ähnlich wie ich sie im Juli fand. Die Phase relativer Ruhe nach Mitternacht scheint für den Hasen charakteristisch zu sein. Auch bei SCHNEIDER (1979) findet sich eine bimodale Aktivitätskurve, die er aufgrund von Zählungen aktiver Hasen auf einer begrenzten Aesungsfläche ermittelte. Einschränkend ist bei SCHNEIDER's Beobachtungen zu erwähnen, dass er nur einen Ausschnitt der von den Hasen während der aktiven circadianen Phase frequentierten Standorte erfasste. Seine "Aktivitätsminima" könnten also auch auf zeitabhängige Standortpräferenzen zurückzuführen sein. Im Gegensatz zu SCHNEIDER beobachtete ich in der Selzacherwiti nur selten tagaktive Hasen. Die Befunde von FIECHTER dagegen sind mit den meinigen gut vergleichbar, auch wenn sie nicht den gleichen saisonalen Aspekt betreffen. Dank der Radiotelemetrie konnte FIECHTER gewisse Details besser erfassen und vor allem auch das Verhalten jener Hasen beschreiben, die sich in Sicht-Deckungen befanden. Er gibt an, dass die Hasen nach Verlassen der Sasse sofort Futter aufnehmen. In der Stunde der Morgendämmerung fand er im Frühjahr dagegen eine geringe Fressaktivität. Interessant sind seine Hinweise auf die Sassentreue, die im März und April geringer ausgeprägt war als beispielsweise im Oktober. Im Oktober ermittelte er Abstände zwischen individuellen Sassen von 35 - 85 m; im Frühjahr jedoch lagen nur rund 57 % der Sassen 200 m und weniger auseinander, 81 % innerhalb eines Umkreises von etwa 400 m. Dies entspricht meinen Schlussfolgerungen aus den Analysen der saisonalen Verteilungsmuster, dass im Frühjahr die Ortsgebundenheit und damit die Beständigkeit der Verteilung der Hasen im Populationsraum geringer ist. Auch die Sassenabstände liegen offenbar im Bereich der für jene Monate ermittelten individuellen Aktionsradien.

Die Abnahme der Beobachtungshäufigkeit von Feldhasen, welche sich im Verlauf der Nacht im Juli auf Strassen fortbewegen, kann als Hinweis erachtet werden, dass die Individuen in dieser Jahreszeit ebenfalls nicht unbedingt an den Sassenstandort vom vorangegangenen Tag zurückkehren, sondern eine Sasse in

der Nähe der Standorte aufsuchen, an welchen sie sich während der aktiven Phase aufhielten. Aus beobachtungstechnischen Gründen war es mir nicht möglich, den sehr interessanten Befund von FIECHTER zu bestätigen, dass die Hasen zur Zeit der Morgendämmerung oftmals auch dann grosse Strecken zurücklegen, wenn sie bereits im Gebiet der später bezogenen Sasse sind.

Die Schlussfolgerungen verschiedener Autoren betreffend die Bildung von Hasen-Aggregation und das Verhalten der Individuen innerhalb von Gruppierungen ergeben ein wenig detailliertes oder aber widersprüchliches Bild. BROEKHUIZEN & MAASKAMP (1981) folgern aus ihren eigenen und den Beobachtungen anderer Autoren, dass das Nahrungsangebot sowohl das Verhalten wie auch das Verteilungsmuster bestimme. FIECHTER (1974) andererseits fand im Frühjahr keine ausgeprägte raum-zeitliche Bindung. Nach ZOERNER (1977) wurden von den Hasen in einem bewaldeten Untersuchungsgebiet alle vielfach vorkommenden Pflanzen ohne generelle Präferenzen genutzt. JEZIERSKI (1973) beobachtete eine höhere Fluchttenz auf bevorzugten Feldern, so insbesondere auf Feldern mit wenig Deckung, auf denen sich bevorzugt Gruppen bildeten. BROEKHUIZEN & MAASKAMP (1981) berichten dagegen von einem geringeren "Aufmerksamkeitsverhalten" bei Hasen innerhalb von Aggregationen. Meine Resultate betreffend die zeitabhängige Bevorzugung bestimmter Vegetationstypen wie auch die Zeitabhängigkeit des sozialen Verhaltens könnten die Annahme stützen, dass sich das Verteilungsmuster der Hasen primär nach der Verteilung bevorzugter Kulturen richtet und entsprechend dem zeitabhängigen Wechsel im Verhalten der Hasen zu verschiedenen Nachtstunden unterschiedlich ausgeprägt ist. Wie sich aber zeigte, besteht unabhängig vom vorhandenen Standort-Angebot ein übergeordnetes Verteilungsmuster, das auf regelmässige Anordnung der sozialen Gruppierungen oder Interaktionszentren schliessen lässt. Als Distanzgradient wurden Werte im Bereich von 700 - 800 m gefunden. Möglicherweise liegen die Werte noch höher, doch beschränkte ich mich bei der Auswertung auf den Bereich bis 800 m, da ich von der Annahme ausging, es könnten detailliertere Erkenntnisse zum Radiusmodell RM-325 (s. Kap. 6.5.6.) gefunden werden. Mit diesem Modell konnte das Verteilungsmuster im Juli bereits charakterisiert werden. Relativiert man das Verteilungsmuster in diesem Monat unter Berücksichtigung der Vegetation, so resultiert offenbar eine allgemeinere Aussage, nämlich das Modell eines Verteilungsmusters, das auf den in der vegetationsarmen Jahreszeit festgestellten Aktionsraum-Durchmessern basiert. Für die einzelnen Individuen bedeutet dies, dass sie ihre Standorte während der nachtaktiven

Phase je nach dem momentanen Angebot entstehender oder vorhandener Gruppierungen im Hinblick auf soziale Kontakte im Bereich ihres durchschnittlichen maximalen Aktionsradius optimieren (Abb. 37). Das dadurch entstehende Verteilungsmuster innerhalb der Population darf als unabhängig von der Vegetation wie auch von der Aktivitätszeit angenommen werden. Man kann auch davon ausgehen, dass dieses übergeordnete Verteilungsmuster jeweils zu Beginn jeder circadianen Aktivitätsphase neu fixiert wird, wobei in der Jahreszeit mit starkgliedernden Vegetationstypen die Fixpunkte stabiler sind als in der vegetationsärmeren Jahreszeit. Die Bildung eines solchen Verteilungsmusters scheint die Voraussetzung für die Intensivierung sozialer Interaktionen zu sein, da sie bereits im ersten Nachtdrittel erfolgt und bestehen bleibt, während die Beobachtungshäufigkeit sozialer Interaktionen vor allem in den Stunden um Mitternacht überdurchschnittlich hoch ist. Offenbar werden die subadulten Hasen zeitlich verzögert in die soziale Raumstruktur integriert, anscheinend aber vor allem während der sozialen Hauptaktivität nicht im Bereich der sozialen Interaktionsfelder geduldet. Diese Vermutung scheint aufgrund der zeitabhängigen Beobachtungshäufigkeit der Junghasen gerechtfertigt zu sein, doch fehlen zur Bestätigung einer solchen Hypothese die notwendigen intensiven Verhaltensstudien an den verschiedenen Altersklassen.

Wichtig scheint mir auch der Befund, dass die Beobachtungshäufigkeit sozialer Interaktionen zwar zeitabhängig, jedoch relativ unabhängig von bestimmten Standorten ist. Vom Verteilungsmuster her, können Sozialkontakte dank der Standortoptimierung praktisch während der ganzen nächtlichen Aktivitätsphase auftreten. Darauf deutet auch der zeitunabhängige Erwartungswert für die Gruppierten-Häufigkeit von etwa 41 % hin. Da das übergeordnete Verteilungsmuster während der ganzen Nacht mehr oder weniger konstant aufrechterhalten wird, kommt diesem Erwartungswert eine besondere, allgemeine Bedeutung zu. Schon bei den individuellen Standplätzen liess sich ein Prozentsatz von etwa 41 % innerhalb von Gruppen beobachteten Hasen feststellen. Markierte Individuen wurden auf Kulturfeldern, auf denen sie sich länger als eine Woche aufhielt, zu 40 % oder häufiger innerhalb von Gruppen beobachtet. Wie wir später noch sehen werden, repräsentiert der Durchschnittswert von 41 % offenbar die ideale Gruppierten-Häufigkeit. Die Maximalwerte in der zeitabhängigen Gruppierten-Häufigkeit zeigen andererseits starke Aggregationen an, welche durch die Attraktionswirkung innerhalb von Inter-

aktionsfeldern vor oder nach den Zeitabschnitten hoher sozialer Aktivität entstehen. Ein Vergleich der S_1 - und S_2 -Werte im Verlauf der Nacht (s. Tab. 33) stützt die Vermutung, dass Aggregationen als Folge der Optimierung im Verteilungsmuster - indiziert durch eine Annäherung an die durchschnittliche Gruppiertheufigkeit von 41 % - entstehen. Der Zeitabschnitt mit hoher sozialer Aktivität - geschätzt anhand der Beobachtungshäufigkeit sozialer Interaktionen - beschränkt sich auf einen einzigen Zeitabschnitt zwischen diesen Aggregations-Phasen.

Auf die mögliche Bedeutung der durchschnittlichen Gruppiertheufigkeit von rund 40 % werde ich in der folgenden Schlussdiskussion zurückkommen. Hier möchte ich lediglich ergänzend anmerken, dass die Gruppiertheufigkeit nicht etwa von einem Teil der Hasen bestimmt wird, die sich während der Nacht mehr oder weniger permanent zu engeren oder lockeren sozialen Gruppen zusammenschließen, sondern dass anscheinend jedes sozial integrierte Individuum sich zeitweise irgendwelchen oder bestimmten Gruppen anschliesst und wieder absondert. Dies zeigte die Auswertung der individuellen Standplätze.

7.5. Zusammenfassung

Verfolgt man das Verhalten und die Standortwahl der Hasen im Ablauf einer theoretischen nächtlichen Aktivitätsphase im Juli - theoretisch, weil aus den Stundenwerten verschiedener Nächte zusammengesetzt -, so entsteht ein in bestimmter Weise charakterisierbares Bild von zeitabhängigen Verhaltensveränderungen. Während der Abenddämmerung und in der darauffolgenden Stunde treten die Hasen in zunehmender Zahl aus den Deckungen aus. Die Zahl der aktiven Hasen erreicht um Mitternacht ihr Maximum und nimmt trendmässig kontinuierlich wieder ab. Bei vollem Tageslicht wurden in der Regel keine Hasen beobachtet. In den ersten zwei Nachtstunden sind relativ gesehen am meisten Hasen auf den Wegen zu beobachten; die Fressaktivität ist überdurchschnittlich hoch, die lokomotorische Aktivität eher gering. Ebenfalls gering ist die Häufigkeit sozialer Interaktionen. Junghasen konnten in dieser Phase nur sehr vereinzelt beobachtet werden. Es zeichnet sich die Bildung eines übergeordneten, tendenziell regelmässigen Verteilungsmusters ab, doch ist seine Ausprägung noch nicht signifikant. In den darauffolgenden zwei Stunden werden gehäuft Hasen auf Feldern mit mittelhoher Vegetation beobachtet. Die

Intensität der sozialen Interaktionen nimmt zu, die Gruppierten-Häufigkeit nähert sich dem nächtlichen Mittelwert von etwa 41 %. Eine teilweise Bevorzugung von Stoppelfeldern zeichnet sich ab und zum erstenmal treten subadulte Hasen gehäuft auf und integrieren sich zum Teil in die sozialen Gruppierungen. Die regelmässige Verteilung der Interaktionszentren tritt mit einem Distanzgradienten von min. 600 - 700 m signifikant in Erscheinung. Noch immer werden überdurchschnittlich viele Hasen auf Wegen beobachtet. Die Stunde um Mitternacht zeichnet sich aus durch einen maximalen Wert in der Häufigkeit sozialer Interaktionen. Gleichzeitig werden gehäuft Verhaltenselemente der Unsicherheit und Feindvermeidung beobachtet. Ein Teil der Hasen verschwindet offenbar in der deckunggebenden Vegetation, was sich während den folgenden 4 Stunden als Beobachtungshäufigkeits-Defizit im Vergleich mit der zu erwartenden Hasenzahl äussert. Auffallend gering ist in dieser durch hohe soziale Aktivität gekennzeichneten Stunde die Häufigkeit aktiver subadulter Hasen. In den nach Mitternacht folgenden 2 - 3 Stunden stabilisiert sich die Gruppierten-Häufigkeit im Bereich des nächtlichen Durchschnittswertes von 41 %. Nur in diesem Zeitabschnitt wurden Hasen mit Komfortverhalten beobachtet. Junghasen treten zunehmend häufig auf und finden sich oft innerhalb von Gruppen. 2 - 3 Stunden vor der Morgendämmerung erreicht die Häufigkeit von subadulten Individuen innerhalb von sozialen Gruppen ein Maximum. Zu diesem Zeitpunkt zeigt sich auch erneut eine überdurchschnittliche Zahl von Hasen auf Stoppelfeldern wie auch auf Feldern mit mittelhoher Vegetation. Die prozentuale Gruppierten-Häufigkeit übersteigt nun deutlich den Durchschnittswert von 41 %, doch bleibt das seit Beginn des zweiten Nachtdrittels signifikante regelmässige Verteilungsmuster der Interaktionszentren bestehen. In der Stunde vor der Morgendämmerung wie auch im Zeitpunkt des Hellerwerdens ist der Anteil gruppiert und nicht gruppiert Junghasen noch immer überdurchschnittlich hoch; die Hasen werden allgemein ziemlich häufig auf Feldern mit mittelhoher Vegetation beobachtet. In der letzten Stunde nimmt die Gruppierten-Häufigkeit ab. Einzelne Hasen verschwinden sichtbar in hohen Deckungen, doch bewegt sich kein Hase mehr auf einem Feldweg, beispielsweise zu einem deckunggebenden Feld.

8. Schlussdiskussion

Das Ziel dieser Arbeit war es zu untersuchen, ob und in welchem Masse Gesetzmässigkeiten im Verteilungsmuster von Feldhasen feststellbar sind. Da das Datenmaterial aus einem einzelnen Gebiet stammt, besteht bei den Schlussfolgerungen aus den Resultaten kein Anspruch auf Allgemeingültigkeit. Anstelle einer vergleichenden Bearbeitung verschiedener Gebiete wurde innerhalb von zweieinhalb Jahren eine möglichst grosse Zahl von zeitlichen Stichproben angestrebt. Dadurch war es möglich, seasonspezifische Unterschiede zwischen den Verteilungsmustern unter identischen räumlichen Voraussetzungen zu ermitteln und zu beurteilen. Die Befunde über die Veränderungen im Verteilungsmuster und im Verhalten der Hasen während der nächtlichen Aktivitätsphase beschränken sich in ihrer Aussage auf die Verhältnisse im Juli des Untersuchungsjahres 1973.

Trotz dieser Einschränkungen dürften die Resultate einen Einblick in das Raumverhalten des Feldhasen ergeben. Der Feldhasendichte nach zu schliessen, findet die Art im Untersuchungsgebiet für schweizerische Verhältnisse überdurchschnittliche Lebensbedingungen vor. Für das Beobachten der Hasen bietet das Gebiet ideale Voraussetzungen. Dadurch wird die Aussagekraft der Befunde erhöht. Die Uebereinstimmungen mit Angaben ausländischer Autoren bestätigen die Richtigkeit verschiedener Annahmen und Schlussfolgerungen. Aufgrund einiger Resultate konnte ich Hypothesen formulieren, die in einer vergleichenden Untersuchung verschiedenster Gebiete des schweizerischen Mittellandes extensiv geprüft und im allgemeinen bestätigt werden konnten (PFISTER in Vorb.). Die Arbeitshypothesen für diese Arbeit (vgl. S. 7) konnten weitgehend beantwortet werden. Als wesentlichste Erkenntnisse über das Raumverhalten erachte ich die folgenden:

- in der nächtlichen circadianen Phase bevorzugen Hasen bestimmte Kulturen, wodurch ein nicht zufälliges, geklumpstes Verteilungsmuster entsteht.
- bestimmte Standorte oder die dort anwesenden Hasen üben eine anziehende Wirkung auf Individuen aus, welche sich innerhalb einer bestimmten Entfernung davon aufhalten.
- Art und Ausprägungsgrad der Verteilungsmuster sind seasonspezifisch.
- die individuellen Aktionsradien kommen in den saisonal spezifischen räumlichen Verteilungen der Population zum Ausdruck.
- das Verteilungsmuster der Hasen wies zumindest im untersuchten Monat Juli eine vegetations- und nachtzeitlich unabhängige, sozial erklärbare Kom-

ponente auf.

- die soziale Komponente äussert sich in tendenziell regelmässigen Verteilungsmustern, welche zu Beginn der nächtlichen Aktivität gebildet werden und während der ganzen Nacht mehr oder weniger ausgeprägt bestehen bleiben.
- adulte Hasen wurden durchschnittlich in 41 % der Fälle innerhalb von Gruppen beobachtet. Alle markierten Hasen konnten in Stunden mit allgemein hoher sozialer Aktivität relativ häufig ausserhalb von Gruppen beobachtet werden, blieben also nicht längere Zeit integrierte Gruppenmitglieder.
- Strassen- und Bahnlinien haben wahrscheinlich "dispersal"-hemmende Wirkung und können unter bestimmten Voraussetzungen als Grenzen lokaler Populationen betrachtet werden.

Aus den Resultaten und Hinweisen zeichnen sich charakteristische Züge des Raumverhaltens des Feldhasen ab. Da soziale Beziehungen und räumliche Anordnung von Tieren vielfältig miteinander verknüpft sind, können aufgrund von Verteilungsmusteranalysen Aussagen über das Sozialverhalten einer Art gemacht werden. Die Existenz von tendenziell regelmässigen Verteilungsmustern kann bei den Feldhasen im Falle der Selzacherwiti als gesichert angenommen werden. Die Bildung von Hasenansammlungen auf bestimmten Feldern ist somit nicht allein auf das Vorkommen bevorzugter Nahrungsplätze zurückzuführen, da die Verteilung der Aggregationszentren sonst eher zufälliger Natur sein müsste. Das Verteilungsmuster ist in seiner Struktur örtlich nicht fixiert, doch weist es eine gewisse Konstanz auf, wenn der Populationsraum wie beispielsweise im Juli durch Felder mit unterschiedlich hoher Vegetation stark gegliedert ist. Zu Beginn einer Aktivitätsphase werden günstige Felder - in der Regel Standorte mit niedriger Vegetation - vermutlich zufällig von einzelnen Individuen oder Hasengruppen besetzt. Je mehr Hasen sich auf einem Feld befinden, desto attraktiver wirkt der Standort auf benachbarte Individuen (s.a. MERZ 1976). So entstehen zum Teil grössere Gruppierungen auf engem Raum, die auf die beteiligten Individuen sozial stimulierend wirken. Was innerhalb solcher Gruppen geschieht, beschreibt SCHNEIDER (1979):

"Einzeltiere kommen auf Rammelplätzen zusammen, führen eine kollektive Balz aus, manche entfernen sich, andere bilden Kleingruppen mit der Tendenz zur Bildung von Paaren, die von Beihasen begleitet werden. Das Weibchen ist spröde, droht; das Männchen imponiert, beschwichtigt; die Tiere treiben, ruhen. Rivalen werden abgewehrt; zwischen den Partnern finden Kontakte aggressiven oder zärtlichen Charakters statt. Die Paare lösen sich auf oder treiben. Kontakte heben die Kontaktscheu auf, es kommt zum Paarungslauf, der in "Rauferei" mit intensiven Bauchberührungen übergeht. Die Kopulation endet mit dem Begattungssprung. - Im "Kurzschluss" kommt es zur Verpaarung ohne jegliches Werben."

Derartige Einzelheiten konnte ich mit der Scheinwerfer-Beobachtungstechnik nicht erfassen. SCHNEIDER spricht von eigentlichen Rammelplätzen. Nach meinen

Beobachtungen über das individuelle Raumverhalten sind die sozialen Aktivitäten nicht an fixe Standorte gebunden, sondern können ohne weiteres während der Futtersuche entstehen und weiterbestehen. Die ad hoc entstehenden Gruppen weisen keine Anzeichen einer hierarchischen Struktur auf. In Gefangenschaft wurden jedoch von BROEKHUIZEN (in SCHNEIDER, 1979) und unter hochwinterlichen Bedingungen von LINDLOEF (1978) ausgeprägte Dominanzverhältnisse beobachtet. Im ersteren Fall wurde dies auf Platzmangel und im letzteren auf Nahrungsknappheit zurückgeführt. LINDLOEF fand an einer Futterstelle eine Korrelation zwischen Ranghöhe und Körpergewicht. SCHNEIDER kommt zum Schluss, dass innerhalb der einzelnen Hasengruppen zwar Rangordnungsbeziehungen bestehen können, diese jedoch unter natürlichen Bedingungen nur schwach ausgeprägt sind. Meine Befunde weisen in die gleiche Richtung. Die Gruppengröße ist sehr variabel und wahrscheinlich abhängig von der Zahl der sich im Anziehungsbereich von Gruppen befindlichen Hasen. Die untersuchten Individuen wurden oft ausserhalb von Gruppierungen beobachtet, was darauf hinweist, dass kaum eine konstante Bindung an eine bestimmte Gruppe vorhanden ist. Offenbar besteht ein relativ freier Austausch der Gruppenmitglieder, was auf eine relativ hohe Permeabilität der Raumstruktur (WILSON 1975) schliessen lässt. SCHNEIDER (1979) vermutet, dass Hasen in Gruppen bis zu einem gewissen Grad "territorial" sind, da er verschiedentlich beobachtete, wie Eindringlinge verjagt wurden. Ob sich ein vertriebener Hase nach wiederholten Annäherungsversuchen dennoch erfolgreich einer Gruppe anschliessen kann, konnte er nicht beantworten (SCHNEIDER, mdl.). Nach meinen Beobachtungen ist die Attraktion der wichtigste gruppenbildende Faktor. BROEKHUIZEN & MAASKAMP (1981) erwähnen die Toleranz des Feldhasen zwischen adulten und subadulten Tieren, gleichgeschlechtlichen Partnern sowie gegenüber ortsfremden Individuen. In der Selzacherwiti integrierten sich subadulte Hasen mit zunehmendem Alter sukzessive in die Zentren der Raumstruktur (PFISTER unveröff.), wo sich häufig sozialaktive adulte Tiere aufhielten. Es scheint also, dass Gruppen keinen "territorialen" Charakter haben, sondern "offene" Kompartimente der Raumstruktur sind.

Der Befund, dass sich nicht bestimmte Individuen permanent gruppieren sowie die Feststellung, dass im Durchschnitt fast 60 % der Hasen ausserhalb von Gruppen beobachtet wurden, führt zu einer weiteren Ueberlegung. Der Feldhase wird gemeinhin als Einzelgänger bezeichnet (RIECK, o.J.). Er dürfte ähnlich wie der Schneeschuhhase (GREEN, LARSON und BELL, 1939) stressempfindlich sein.

Um seine bekannt hohe Fortpflanzungsleistung erbringen zu können, muss der Hase während rund 7-8 Monaten pro Jahr immer wieder und relativ häufig in physischen Kontakt mit Sozialpartnern treten. Die Befunde deuten darauf hin, dass sich Hasen immer wieder von Gruppen lösen, sich distanzieren und in der Regel ihre Sassen am Schluss der Aktivitätsphase in einer gewissen Entfernung zu anderen Artgenossen wählen. Auf diese Weise werden die Sozialkontakte für das Individuum zeitlich beschränkt und die Gefahr einer Ueberstimulierung reduziert. Neben den opponierenden Faktoren "Attraktion" und "Distanzierungstendenz" wirkt sich als weitere Komponente die Standorttreue des Hasen aus. Diese lässt sich mit einer wachsenden Vorsicht des Hasen mit zunehmender Entfernung zu seinem Aktionszentrum erklären. Am Rande des individuellen Aktionsraumes ist die Fluchtmotivation vermutlich so stark, dass die Anziehung von Gruppen, die sich ausserhalb befinden, nicht mehr genügt, um einen Hasen zu einer Annäherung zu bewegen. Er schliesst sich mit viel höherer Wahrscheinlichkeit einer Gruppe im Bereich seines Aktionsradius an. Mit anderen Worten wirkt sich die Anziehung eines Standortes bzw. einer Hasengruppierung nur bis zu einer Distanz von etwa 400 Metern aus. Die Hasen in diesem Einflussbereich verschieben ihre Standplätze in Richtung der Attraktionszentren. Dies führt zwangsläufig zu tendenziell regelmässigen Verteilungsmustern, in welchen die Zentren der Standplatzkonzentrationen in Abständen von der Grösse des mittleren individuellen Aktionsraumdurchmessers auseinander liegen.

Abb. 37 zeigt ein Modellbeispiel für die Entstehung einer auf sozialer Attraktion beruhender regelmässiger Anordnung von Hasen-Gruppierungen. Die Darstellung entstand durch wiederholte Simulation von Verteilungsmustern unter der Annahme, dass Hasen im Bereich ihrer Aktionsradien diejenigen nahrungsgünstigen Felder auswählen, die zu Beginn der Bildung eines Verteilungsmusters wegen früheren Sozialkontakten (Erfahrung) und bei zunehmend sich fixierendem Verteilungsmuster wegen der Präsenz von Sozialpartnern attraktiv sind. Bestimmt man aus dem unter B dargestellten Verteilungsmuster die Distanzen zwischen allen Hasen und ordnet diese 100 m - Klassen zu, so ergibt sich eine Häufigkeitsverteilung mit signifikant hohen Werten in einzelnen Klassen. Relativiert man die Werte durch das Angebot an Plätzen je Distanzklasse, so resultieren Maxima zwischen 400 - 500 Metern (ungefähr Grösse des individuellen Aktionsradius) und zwischen 700 - 800 m (also ungefähr Aktionsradius mal Wurzel drei entsprechend der dichtesten Packung regelmässig verteilter Aggregationen).

Gesamthaft beurteilt ergibt sich lichten Hasenpopulation das Bild einer "frei" mobilen Population, deren Raumstruktur nicht primär durch die Gruppen als "soziale Einheiten" bestimmt wird, sondern durch das individuelle Raumverhalten. Zu diesem Schluss kommt man auch, wenn man die Klassifikations-Kriterien von FISLER (1969) für die Beurteilung von Organisationssystemen bei Säugern auf den Feldhasen anwendet.

Man kann sich fragen, welches Prinzip hinter dem spezifischen Raumverhalten des Feldhasen und der daraus resultierenden Raumstruktur steckt. Das Fehlen von stabilen Gruppen trotz hoher sozialer Aktivität in den nächtlichen Stunden sowie die Ausprägung einer starken, von Gruppierungen ausgehenden Attraktion und gleichzeitiger Distanzierung eines grösseren Teils der Hasen von Gruppen mit sozialem Charakter führten mich zur Annahme, dass das einzelne Individuum nicht ein Maximum an sozialen Kontakten realisiert, sondern die Möglichkeit dazu optimiert. Dies würde bedeuten, dass der Grossteil der Hasen in einer Population ihre den Nahrungspräferenzen entsprechenden Standplätze so wählen, dass die Wege zu den nächsten sozial attraktiven Standorten möglichst kurz sind. Diese Annahme wird durch die Ergebnisse von MERZ (1976) gestützt. Im Prinzip der Wegoptimierung zu sozialen "Interaktionszentren" wäre sowohl die sprichwörtliche Eigenart des "einzelgängerischen" Hasen wie auch die Voraussetzung für die beim Hasen ebenfalls sprichwörtliche Fruchtbarkeit berücksichtigt.

In der Literatur fand ich keine quantitativen Modelle bezüglich möglicher Optimierungsprinzipien in der Raumorganisation von Säugetierarten. Das "Refuging"-Modell von HAMILTON & WATT (1970) lässt sich nicht als Erklärungsgrundlage für die Raumstruktur des Feldhasen verwenden, da dies eine zentrale Ansammlung zu einer Tageszeit und ein rhythmisches "Dispersal" zu anderen Tageszeiten voraussetzt. Die "Refuging"-Theorie basiert u.a. auf den Ideen von LOESCH (1963), und damit auf Modellen aus der Literatur der quantitativen Geographie. Hier fand ich auch einige brauchbare Ansatzpunkte für meine Interpretation der Befunde über den Feldhasen (HAGGETT, 1973).

In der Raumordnungshierarchie des Feldhasen kann man zwischen Gruppen und Einzelhasen unterscheiden. Im Hinblick auf die soziale Komponente der Raumstruktur wären Gruppen die übergeordnete dieser zwei Stufen. Bezüglich der Individuen innerhalb einer Population sind Gruppen aufgrund ihrer Attraktionswirkung als konkurrierende Zentren zu betrachten. Eine Wegoptimierung im individuellen Raumverhalten zu solchen sozial attraktiven Standorten müsste

sich in einer effizienten Aufteilung der Einflussphären der konkurrierenden Zentren ausdrücken. Nach COXETER (1961) kann die Effizienz territorienähnlicher Areale - hier im weitesten Sinn verstanden - durch zwei Komponenten definiert werden: als "Bewegungseffizienz" (gemessen als Distanz von einem Zentrum zum Rand seines Einflussgebietes) und als "Grenzlinienn-effizienz" (gemessen als Umfanglänge des Einflussbereichs). In Bezug auf die Aufwand-optimierung innerhalb des Attraktionsbereichs hat die Kreisfläche die höchste Effizienz, doch erlauben Hexagone die dichteste Packung. In der Biologie konnten immer wieder hexagonale Verteilungen nachgewiesen werden (THOMPSON, 1961). LOESCH (1954) machte bereits auf das "Gesetz des geringsten Aufwands" aufmerksam: er postulierte ein theoretisches Hexagonsystem, welches jedoch den Einfluss der Populationsdichte (beim Menschen) nicht berücksichtigte.

Er wie auch CRISTALLER (1933), der ein erstes Modell für zentralörtliche Hierarchien entwickelte, tragen den Grundbedürfnissen hinsichtlich Standortwahl bei gegebenen Ressourcen, welche für die unterschiedlichen "Zugkräfte" (pulls) verantwortlich sind, nicht Rechnung; ihre statischen Modelle haben nur bedingten Wert. Da beim Feldhasen in der Selzacherwiti eine ressourcenwie auch zeitunabhängige Verteilungsmuster-Komponente resultierte, schienen mir diese theoretischen Ansätze trotz der vereinfachenden Annahmen als Interpretationsgrundlage sehr geeignet. CHRISTALLER (1933) und LOESCH (1954) fanden, dass nicht jede Anzahl der zu einem Hierarchiezentrum gehörigen Elemente gleich wahrscheinlich ist. Ordnet man bestimmte Einzelhasen (Elemente) den benachbarten Gruppen (Hierarchiezentren) zu (Abb. 37), so würde ein Verhältnis von 2:1 analog zu CHRISTALLER's Theorie dem sogenannten "Versorgungsprinzip" entsprechen, weil die Zahl der zentralen Orte maximiert wird. Dieses Prinzip würde dem Hasen auf kurze Distanz die grösstmögliche Zahl an Sozialkontakten verschaffen und auf die Bildung von Gruppen mit bestimmten Individuen hinwirken. Das Verhältnis von 3:1 entspricht einer Wegoptimierung, da so viele Elemente wie möglich auf den Wegen zwischen den Zentren liegen. Dieses Prinzip würde einer möglichst grossen Zahl von Individuen den Anschluss an mehrere benachbarte "Zentren" verschaffen. Die Frage ist, ob das Verhältnis der Gruppenzahl zur Zahl nicht gruppierter Hasen einem dieser Prinzipien entspricht. Erinnern wir uns daran, dass die durchschnittliche Gruppengrösse im Juli 2.2 Hasen umfasste und der Anteil der nicht gruppierten Individuen rund 60 % betrug. Nehmen wir an, dass die Gruppen während der täglichen Aktivitätsphase die zentralen Orte sind und die Einzelhasen die untergeordneten bzw. zugewandten Elemente, so ergibt sich in Anlehnung an die Theorien von CHRISTALLER und LOESCH ein Verhältnis von 3:1, welches dem Prinzip der Wegoptimierung entspricht.

Die regelmässige Anordnung von Hasengruppierungen in den meisten Jahreszeiten sowie die Optimierung der Standorte durch Distanzen im Bereich der individuellen Aktionsradien lässt somit eine optimale "Packung" sozialer Interaktionsfelder nach dem Prinzip der Weg-Optimierung vermuten. Wie bereits festgestellt, variiert die Gruppierthäufigkeit als Folge der von Zentren ausgehenden Attraktion, wobei im Mittel rund 40 % der Hasen gruppiert sind. Die den Gruppen zugeordneten Einzelhasen können sich zeitweise in die Gruppen integrieren bzw. aus den Gruppen loslösen, sodass die Gruppengrösse in Abhängigkeit der Zeit oder auch zufällig zu- und abnimmt. Es wäre denkbar, dass während den circadianen Aggregationsphasen, in denen die Gruppierthäufigkeit stark ansteigen kann, andere Optimierungsprinzipien zum Ausdruck kommen, wie beispielsweise das Versorgungsprinzip (Verhältnis 2:1), welches als Maximierung der sozialen Kontakte interpretiert werden kann. Bei den adulten Hasen konnte dieses Verhältnis im Juli nur in der Stunde vor der Morgendämmerung beobachtet werden. Zu diesem Zeitpunkt waren mehrheitlich nur noch Hasen in Zweiergruppen aktiv. Bei den subadulten Hasen entspricht das Verhältnis zwischen Einzelhasen und Gruppen einem Verhältnis von 6:1, was nach CHRISTALLER einem "administrativen" Prinzip nahekommt. Bei diesem Prinzip sind möglichst viele Elemente einem Zentrum zugeordnet. Hier möchte ich mich nicht in Spekulationen über eine mögliche Bedeutung dieses Prinzips für Junghasen einlassen. Interessant - wenn auch möglicherweise ein Produkt des Zufalls - ist die Beobachtung, dass in den Julinächten die Gruppierungshäufigkeit von Junghasen zwischen 22.00 und 23.00 Uhr dem Versorgungsprinzip entsprach.

Das Optimierungsprinzip dürfte unter anderem von der örtlichen Hasendichte abhängig sein. RIMATHE (1977) fand einen nicht-linearen Anstieg der Gruppierthäufigkeit mit zunehmender Hasendichte in einem Gebiet. Dies kann bedeuten, dass hohe Dichte den Hasen zur Maximierung sozialer Kontakte (Versorgungsprinzip nach CHRISTALLER) stimuliert. Dies führt unter günstigen Lebensbedingungen zu einer maximalen Fortpflanzungsleistung, zu der der Hase auch dank der Superfoetation fähig ist. Umgekehrt müsste bei eher geringer Dichte das Prinzip der Weg-Optimierung vorteilhaft sein. In Gebieten mit extrem geringer Dichte dürfte man aufgrund dieser Überlegungen kein irgendwie definierbares Verteilungsmuster erwarten, da dann eine tendenziell permanente Gruppierung für die Erhaltung der Fortpflanzungsleistung entscheidend sein könnte.

Zentralörtliche Systeme sozialer Prägung haben die Tendenz, mit zunehmender Zahl an zugehörigen Individuen komplexer zu werden (HAMILTON & WATT 1970).

Bei sehr hoher Hasendichte wird wahrscheinlich der Wert einer optimalen Verteilung zur Erhaltung einer hohen sozialen Kontaktfrequenz wie auch als Informationssystem abnehmen. In der Schweiz gibt es kaum ein Gebiet, in welchem als Folge zu hoher Hasendichte die Raumstruktur zusammenbrechen könnte. Von ausländischen, sehr hasenreichen Gebieten wird berichtet, dass sich zeitweise hunderte von Hasen in riesigen Gruppierungen auf bestimmten Feldern versammelten (vgl. SCHNEIDER, 1979).

RIMATHE (1977) ging bei seiner Untersuchung über dichtebeeinflussende Faktoren von der Hypothese aus, dass eine relativ starre Raumstruktur vorhanden sei, welche primär von adulten Hasen besetzt ist und eine beschränkte Kapazität für die Integration von heranwachsenden subadulten Tieren hat. Er begründete auf dieser Basis die Bestandeszunahmen und -abnahmen in den von ihm untersuchten Arealen, welche er als Resultat von Emigrations- bzw. Imigrationsprozessen interpretierte. Obwohl ich der Meinung bin, dass in Gebieten mit geringer bis mittlerer Dichte, wie sie RIMATHE untersuchte, kaum ein auf Migration wirkender, dichteabhängiger Effekt auftritt - der Eindruck von Migrationsbewegungen kann auch entstehen, wenn nur ein Teilgebiet eines Populationsraumes erfasst wird - wies er sicher zu Recht auf das Problem der Populationsdichte im Zusammenhang mit der Raumstruktur hin.

Die obere Grenze der Populationsdichte müsste nach dem bisher Gesagten aus den Parametern des individuellen Raumverhaltens und der Eigenart des Feldhasen abgeleitet werden können. Es stellt sich die Frage, bei welcher Dichte die Raumstruktur ihre Bedeutung verliert, mit anderen Worten keine nutzbringende Funktion für die Population oder das einzelne Individuum erfüllt. Bei einer Dichte von etwa 150 Individuen/100 ha sind die Hasen im Durchschnitt bereits tendenziell gruppiert, d.h. im Grenzbereich der Attraktion benachbarter, potentieller Sozialpartner. Bei einer Dichte von gegen 400 Hasen/100 ha ergäbe sich im Durchschnitt eine zwangsweise permanente soziale Gruppierung, weil die Sozialdistanz von 25 Metern generell unterschritten würde. Beim zeitweise solitär lebenden Feldhasen müsste eine derartige Dichte jenseits des maximal realisierbaren Dichtewertes liegen. Schon eine Dichte von 150 Hasen/100 ha kann als vom spezifischen Raumverhalten des Hasen her beurteilt maximale Grenze erachtet werden. Aus der Literatur (RIECK, o.J.) erfährt man zwar von Ausnahmefällen, wo in bestimmten Gebieten Dichten der genannten Größenordnung beobachtet worden sein sollen, doch werden andererseits von polnischen Forschern aus bekannterweise optimalen Hasengebieten maximale Werte von etwa 100 Hasen/100 ha angegeben. Mit einiger Sicherheit kann man annehmen,

dass die Dichte durch die Sozialdistanz auf dem Niveau der Individuen limitiert wird und nicht durch ein begrenztes Fassungsvermögen der sozialen Gruppen.

Meine Erkenntnisse über die Raumstruktur des Feldhasen bestärken mich in der Vermutung, dass die Grösse eines Populationsraumes für die Bestandesentwicklung von Feldhasen eine wesentliche Rolle spielt. Vorausgesetzt, in einem Gebiet seien die Ressourcen heterogen und dispers verfügbar, so kann ein auch in sozialer Hinsicht optimales Verteilungsmuster verwirklicht werden. Setzt man weiter voraus, dass das in der Selzacherwiti gefundene Verteilungsmuster mit den geschätzten Distanzgradienten repräsentativ ist, so müsste für ein die Fortpflanzungsleistung optimierendes Verteilungsmuster im Minimum ein Raum von annähernd 100 ha vorhanden sein. In einem solchen Raum könnte eine Hasenpopulation etwa 4 Interaktionszentren im Abstand des mittleren individuellen Aktionsdurchmessers realisieren. Dass sich diese Annahme auf ein reines Feldgebiet beschränkt, wurde bereits erwähnt.

Vor allem PIELOWSKI (1966) und JEZIERSKI (1972) befassten sich mit der Raumstruktur des Feldhasen, da sie wichtige Hinweise auf die Art der populationsdynamischen Vorgänge erwarteten. Bedingt durch das methodische Vorgehen erhielten sie relativ grobe Anhaltspunkte, für die sie teilweise keine Erklärungen fanden. SCHNEIDER (1979) dagegen untersuchte eingehend das Verhalten individuell markierter Feldhasen, ohne dabei die räumlichen Beziehungen in der betreffenden Population zu berücksichtigen. Meine Befunde lassen sich sozusagen in einer mittleren Ebene zwischen den sehr extensiven polnischen Beobachtungen und den intensiven ethologischen Studien von SCHNEIDER einordnen. Die Grenzen meiner Schlussfolgerungen liegen dort, wo Ursache und Bedeutung der gefundenen Gesetzmässigkeiten im Verteilungsmuster und im Raumverhalten des Hasen erklärt werden müssten. Dafür wären meines Erachtens eingehende ethologische Studien notwendig, nämlich genaue Verhaltensbeobachtungen an einer Population mit einer möglichst grossen Zahl individuell markierter Tiere.

Die Interpretation der Befunde hat aus den eingangs genannten Gründen nur Indiz-Charakter. Die Ueberprüfung der Annahmen betreffend den Zusammenhang zwischen Raumstruktur und Populationsdichte war Gegenstand eines extensiven Teilprojektes im Rahmen des gesamten Forschungsprogramms. Die Resultate dieses Teilprojektes stimmten mit den meisten hier formulierten Annahmen im wesentlichen überein (PFISTER, in Vorb.).

Schlussfolgerungen

Aus der Diskussion der Befunde ergeben sich die nachstehenden Schlussfolgerungen im Sinne von weiterführenden Hypothesen:

- regionale Feldhasenpopulationen werden durch ausbreitungshemmende Strukturen wie Verkehrswege und Dämme sowie durch isolierende "Barrieren"-Strukturen wie Flüsse und kompakt überbaute Zonen in Unter- bzw. Teilpopulationen gegliedert.
- die Grösse eines frei nutzbaren Raumes ist für die Realisierung einer im Hinblick auf die Fortpflanzungsleistung von Unterpopulationen optimalen Raumstruktur von entscheidender Bedeutung.
- unter günstigen räumlichen Bedingungen bilden sich seasonspezifische, in ihrer Tendenz regelmässige Verteilungsmuster, welche teilweise stark durch die Attraktionswirkung von Hasengruppierungen geprägt sind.
- Gruppierungshäufigkeit und Verteilungsmustercharakteristik entsprechen zumindest zeitweise dem Prinzip der Wegoptimierung zu sozial attraktiven Standorten.
- die auf dem Prinzip der Wegoptimierung basierenden Verteilungsmuster innerhalb einer Unterpopulation tragen zur Erhöhung der Fortpflanzungsleistung bei.
- die Verteilung der Hasen einer Unterpopulation im Raum wird primär durch das individuelle Raumverhalten bestimmt. Dieses trägt der solitären wie auch der sozialen Komponente im Verhalten des Feldhasen Rechnung, indem das Individuum nicht die Sozialkontakte maximiert, sondern die Möglichkeit dazu optimiert.
- die Individuen kommunizieren über eine spezifische soziale Raumstruktur. Diese hat als Informationssystem eine wesentliche Bedeutung. Man kann davon ausgehen, dass die einzelnen Hasen relativ gut über die Ressourcen innerhalb ihres Aktionsbereichs informiert sind. Zu Beginn einer Vegetationsperiode entstehen als Folge überdurchschnittlicher Hasenkonzentrationen atypische Verteilungsmuster, welche zu einer starken Durchmischung der Population und wahrscheinlich zum Abbau noch bestehender familiärer und anderer Bindungen führen.

- nach der "Durchmischungsphase" verteilt sich die Population bei günstigen Verhältnissen grob gesehen gleichmässig im Raum. Die soziale Raumstruktur stabilisiert sich, bleibt aber bis zu einem gewissen Grad flexibel. Nach der Ernte und allgemein dann, wenn die vegetationsarme Jahreszeit beginnt, löst sich die Raumstruktur weitgehend auf. In der fortpflanzungsinaktiven Periode im November / Dezember verteilen sich die Hasen eher zufallsmässig im Raum; Aggregationen sind jedoch dort zu erwarten, wo der Hase bei Nahrungsknappheit Futter findet. Zu Beginn der Fortpflanzungsperiode ab Januar bis zur sogenannten "Märzhitze" organisiert sich die Population wieder in Verteilungsmustern mit einer ausgeprägt regelmässigen Tendenz.
- gesamthaft beurteilt besteht zwischen dem Raumverhalten und der daraus resultierenden Raumstruktur einerseits und der Bestandesgrösse einer Population andererseits ein enger Zusammenhang. Die Bestandesdynamik wird unter anderem durch die Möglichkeit zur Realisierung einer optimalen Raumstruktur beeinflusst.

Diese Hypothesen können als Vorgaben für weitere Untersuchungen dienen. Die Allgemeingültigkeit der Befunde muss durch vergleichende Beobachtungen in unterschiedlichen Gebieten überprüft werden.

Literaturverzeichnis

- Bresinski, W., 1976: Weather Conditions vs. European Hare Population Dynamics. In: Ecology and Management of European Hare Populations. (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, 105-114.
- Bresinski, W., Chlewski, A., 1976: Tree Stands in Fields and Spatial Distribution of Hare Populations. In: Ecology and Management of European Hare Populations. (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, 185-193.
- Broekhuizen S., F. Maaskamp, 1981: Movement, home range and clustering in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in The Netherlands.
- Brown, J.L. und G.H. Orians, 1970: Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. of Ecol. and Syst. 1, 239-262.
- Bruell, U., 1973: Wildfutterpflanzengesellschaften und Futterwert der von Feldhasen genutzten Pflanzen. Diss. Hamburg, 162 p.
- 1976: Nahrungsbiologische Studien am Feldhasen in Schleswig-Holstein. Ein Beitrag zur Aesungsverbesserung. In: Ecology and Management of European Hare Populations (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, 93-99.
- Carpenter, C.R., 1964: Social behavior of non-human primates. In Carpenter Naturalistic behavior of non-human primates, Pennsylvania State Univ. Press.
- Chlewski, A., 1976: Estimation of the Degree of Danger to the European Hare caused by Pesticides. In: Ecology and Management of European Hare Populations. (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, 231-236.
- Christaller, W., 1933: Die zentralen Orte in Süddeutschland: Eine ökonomisch-geographische Untersuchung über die Gesetzmässigkeit der Verbreitung und Entwicklung der Siedlungen mit städtischen Funktionen. Jena.
- Coxeter, H.S.M., 1961: Introduction to geometry. New York.
- Douglas, M.J.W., 1970: Movements of hares (*Lepus europaeus* Pallas) in high country in New Zealand. N.Z. J. Sci., 13: 287-305.
- Fiechter, A., 1974: Radiotelemetrie: Feldtechnik und Anwendung bei Reh und Feldhase. Diplomarbeit, Univ. Zürich, pp 81.
- Fisler, G.F., 1969: Mammalian Organizational systems. Contr. in Sc., 167: 1-32.
- Frylestam, B., 1976: The European Hare in Sweden. In: Ecology and management of European Hare populations (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, P. 33.
- 1976: Effects of cattle-grazing and harvesting of hay on density and distribution of an European Hare population. In: Ecology and management of European Hare populations. (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, 199-203.
- 1980: Utilization of farmland habitats by European Hares (*Lepus europaeus* Pallas) in Southern Sweden. Swedish Wildlife Research 11 (6): 271-284.
- Haggett, P., 1973: Einführung in die kultur- und sozialgeographische Regionalanalyse. Walter de Gruyter, Berlin-New York, pp. 414.
- Hamilton, W.J. und K.E.F. Watt, 1970: Refuging. Ann. rev. of ecology and systematics, Vol. 1: 263-285.
- Hediger, H., 1961: Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Reinhardt, Basel.
- Hewson, R., M. Taylor, 1968: Movements of European Hares in an upland area of Scotland. Acta theriol. XIII, 2: 31-34.
- 1977: Food selection by brown hares (*Lepus capensis*) on cereal and turnip crops in North-East Scotland. J. Appl. Ecol. 14 (3): 779-785.

- Höglund, N.H., 1957: Svenska jagareförbundets viltmärkningar 1955 och 1956. Jaktbiologisk Tidskrift, 1: 283-317.
- Hyytinen, T., 1974: Winter nutrition of the brown hare (*Lepus europaeus* Pallas) in Western Central Finland. Suomen Riista 25: 42-49.
- Innemann, K., 1976: Einführung in die Verhaltensforschung. Pareys Studien-texte Nr. 13, Berlin und Hamburg, 220 p.
- Ittig, R., B. Nievergelt, 1977: Einfluss von Brachland auf das Verteilungsmuster einiger Wildtierarten in einem begrenzten Gebiet des Mittelloms. Natur und Landschaft 52 (6): 170-173.
- Iwao, S., 1972: Application of the m-m method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Res.Popul. Ecol. 14: 97-128.
- Jezierski, W., 1972: Elements of the space structure of european hares (*Lepus europaeus* Pallas) population. Ecol.Polska 10 (42): 593-607.
- Jezierski, W., 1973: Environmental conditioning of the space structure and shyness in hares (*Lepus europaeus* Pallas). Ecol. Polska 21 (1): 1-12.
- Krebs, J.R. & N.V. Davies, 1981: Oeko-Ethologie. Paul Parey, Berlin-Hamburg, pp. 377.
- Krupka, J., R. Dziedzic, 1976: Determination of digestibility coefficients of feeds ingested by european hares. In: Ecology and Management of european hare populations. (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, 101-103.
- Kummer, H., 1974: Distribution of interindividual distances in Patas monkeys and Gelada baboons. Folia primat. 21: 153-160.
- Leyhausen, P., 1971: Dominance and Territoriality as complemented in mammalian social structure. In: Behaviour and Environment, ed. A.H. Esser, Plenum Press. New York, London.
- Lincoln, G.A., 1974: Reproduction and "March Madness" in the brown hare (*Lepus europaeus*). J. Zool. 174 (1): 1-14.
- Lindloef, B., 1978: Aggressive dominance rank in relation to feeding by european hare. Viltrevy 10 (6): 145-158.
- Lösch, A., 1954: The economics of location. New Haven.
- Merz, H., 1976: Nächtliche Standplatzwahl individuell gekennzeichnete Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) innerhalb ihrer Aktionsräume. Diplomarbeit, Univ. Zürich, pp. 52.
- Möller, D., 1980: Der Verlauf der Fortpflanzungsaktivität beim Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas 1778) im Jahresablauf.
- Murray, B.G., 1967: Dispersal in vertebrates. Ecology 48 (6): 975-978.
- Nüsslein, F., 1977: Jagdkunde. München 9. Aufl., 297 p.
- Pielowski, Z., 1966: Studies on the European hare. XII. Spatial organisation of the population. Acta theriol. 11 (22): 449-484.
- 1972: Studies on the European hare. XXIX. Home range and degree of residence of the european hare. Acta theriol. 17 (9): 93-103.
- Raczynski, J., 1974: Die Gestaltung der Bestandesgrösse der Hasenpopulation nach einem mehrjährigen Zyklus. Int. Congr. Game Biol., Stockholm (1973) 11: 187-190.
- Rieck, W., 1956: Untersuchungen über die Vermehrung des Feldhasen. Z. Jagdwiss. 2 (2): 49-90.
- o.J.: Der Feldhase Merkbl. Nr. 4 DJV-Niederwildausschuss. Bonn, 37 p.

- Rimathé, R., 1977: Zur saisonalen Abundanzdynamik des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) im Schweizerischen Mittelland. Diss. Univ. Zürich, 176 p.
- Sachs, L., 1974: Angewandte Statistik. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York. pp. 545.
- Schneider, E., 1973: Freilandbeobachtungen zur Ethologie des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas). Diplomarbeit, Georg-August-Universität, Göttingen.
- 1976: Derzeitige Kenntnisse über das Paarungsverhalten des Feldhasen. In: Ecology and management of European Hare Populations (Eds.: Z. Pielowski, Z. Pucek) Warszawa, 41-53.
 - 1979: Ethologie und Biologie des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas). Diss., Georg-August-Univ. Göttingen, 249 p.
- Steineck, T., 1978: Die botanische Zusammensetzung des Mageninhalts bei Feldhasen (*Lepus europaeus* P.). Diss., Vet. Med. Univ. Wien, 89 p.
- Thompson, D'Arcy W., 1961: On growth and form. Cambridge.
- Wilson, E.O., 1975: Sociobiology. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 106-120.
- Windberg, L.A., L.B. Keith, 1976: Experimental analyses of dispersal in Snowshoe hare populations. Can.J. Zool. 12, 2061-2081.
- Zoerner, H., 1975: Ergebnisse der Untersuchungen über die Raumstruktur der Hasenpopulation (*Lepus europaeus* Pallas) des Wildforschungsgebietes Hakel. Beitr. Jagd- u. Wildforschung 9, 326-353.
- 1977: Ergebnisse der Untersuchungen über die Ernährung des Feldhasen - *Lepus europaeus* (Pallas, 1778) - im Wildforschungsgebiet Hakel. Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 10, 255-266.

Anhang a)

- Abbildungstexte
- Abbildungen

Abbildungslegenden

Abb. 1 a:

Das Untersuchungsgebiet "Selzacherwiti". Die Selzacherwiti ist ein flaches, an den Aare-Fluss grenzendes Ackerbaugebiet etwa 3 km westlich der Stadt Solothurn. Das Gebiet umfasst rund 300 ha Fläche und weist eine topographisch homogene Oberflächengestalt auf. Die Nummern beziehen sich auf die Taxationsroutenabschnitte der Beobachtungsperiode im Juli 1973.

Abb. 1 b:

Das Jagdrevier "Inseli". Die Selzacherwiti ist der Teil des Reviers, in welchem jährlich Hasenjagden im Felde durchgeführt werden. Zur Untersuchung von Veränderungen im Verteilungsmuster der "Witi"-Population während der zweieinhalbjährigen Untersuchungsperiode 1972-75 wurde das Gebiet in die Einheiten A-F unterteilt.

Abb. 2:

Luftaufnahme von der Selzacherwiti und Teilen der angrenzenden Gebiete. Das Bild lässt sehr schön die Felderung der landwirtschaftlichen Kulturen erkennen, die im untersuchten Gebiet entsprechend dem koordinatennetzartigen Verlauf der Feldwege ausgesprochen regelmässige Züge zeigt. Anhand solcher Luftbilder wurden die Kulturkarten ausgefertigt, die als Protokollunterlagen dienten (Foto:SWISSAIR).

Abb. 3:

Schätzung der durch die Wuchshöhe der Vegetation bedingten Sichtbehinderung bei der Beobachtung von Feldhasen. Die Schätzung berücksichtigt sowohl Höhe und Dichte der Vegetation wie auch die Körpergrösse und das unterschiedliche Verhalten des Hasen. Auf die Verlässlichkeit dieser Schätzung wird im Text auf Seite 10) eingegangen.

Abb. 4:

Die Häufigkeitsverteilung der kürzesten Nachbardistanzen zwischen Hasen im Umkreis von 300 m. Als benachbart galten nur Hasen, die voneinander nicht durch Felder mit einer Vegetationshöhe von mehr als 45 m getrennt waren. Die leeren Punkte geben die beobachteten Häufigkeiten aller Individualdistanzen pro Distanzklasse an; die ausgefüllten Punkte die Häufigkeiten der Nachbardistanzen zwischen Individuen, bei denen

soziale Interaktionen beobachtet wurden. Die beiden Verteilungen sind nach KUMMER (1974) unter Berücksichtigung der von potentiellen bzw. effektiven Sozialpartnern ausgehenden Attraktion (a) annähernd gut beschrieben (siehe auch Text S. 20).

Abb. 5:

Die Summenhäufigkeitsverteilungen in Abhängigkeit von den kürzesten Nachbardi-
stanzen zwischen Hasen, bei denen soziale Interaktionen beobachtet wurden. Die
Intensität des Sozialverhaltens wird gemäss Tab. 1b in drei Stufen eingeteilt,
wobei hier die Stufen I_2 und I_3 zusammengefasst sind. Die gestrichelten Schnitt-
linien bezeichnen die Maximaldistanz, innerhalb welcher 97 % der Beobachtungen
einer bestimmten sozialen Intensitätsstufe liegen.

Abb. 6 a-s:

Die Verteilungsmuster der beobachteten Standplätze sichtmarkierter Feldhasen
in der Selzacherwiti im Zeitraum von März 1973 bis März 1975. Mit Punkten sind
diejenigen Standplätze bezeichnet, die in den Sommermonaten (Juni bis anfangs
Oktober = Nahrungs- und deckungsreiche Periode) beobachtet wurden. Mit Dreiecken
sind Standplätze angegeben, deren Beobachtung in die Nahrungs- und deckungsar-
men Jahreszeiten fielen. Zu letzterem Zeitabschnitt zählte ich auch die April-
Beobachtungen, da in diesem Monat das Verteilungsmuster noch nicht auf die Ver-
teilung der im Wachsen begriffenen Kulturen fixiert ist. Die Graphik s zeigt
die Überlagerung der beobachteten individuellen Aktionsräume, wobei die Form
dieser Areale aufgrund aller pro Individuum protokollierten Standplätze von
Auge grob geschätzt und als ungefähre Umrisse der Verteilungsmuster frei ge-
zeichnet wurden.

Abb. 7:

Die im Jahr 1974 von ausgesetzten Importhasen zurückgelegten Distanzen. Die
Verbindungsgeraden geben die Luftliniendistanz zwischen dem Aussatzort (gera-
stertes Rechteck) und den entferntesten beobachteten Standplätzen an. Die Punkte
bezeichnen die entferntesten beobachteten Aufenthaltsgebiete der einzelnen Hasen.

Abb. 8:

Die Summenhäufigkeitsverteilungen der kürzesten Abstände zwischen den Standplätzen
sichtmarkierter Feldhasen in der Selzacherwiti. Die individuellen Werte wurden

für einen definierten Zeitabschnitt je Distanzklasse summiert. a = Beobachtungen von MERZ (1976) im Zeitraum von Ende Juli bis anfangs Oktober; b = eigene Beobachtungen im Zeitraum von März 1973 bis Januar 74 (s. auch Tab. 7 b und c). Die Strich-Punktlinien bezeichnen die Maximaldistanzen pro Zeitabschnitt, innerhalb welcher 97 % der beobachteten Abstände liegen.

Abb. 9 a und b:

Die standardisierten Häufigkeitsverteilungen der kürzesten Abstände zwischen den bei sichtmarkierten Feldhasen in der Selzacherwiti beobachteten Standplätzen. Die individuellen Werte wurden für einen definierten Zeitabschnitt je Distanzklasse summiert. a) Beobachtungen von MERZ (1976) im Zeitraum von Ende Juli bis anfangs Oktober; b) eigene Beobachtungen im Zeitraum von März 1973 bis Januar 1974 (s. Tab. 7 b und c). Die Häufigkeiten pro Distanzklasse wurden standardisiert, indem alle Klassenwerte durch den Wert der ersten Distanzklasse 0-99 m geteilt wurden. Dadurch werden beide Häufigkeitsverteilungen direkt vergleichbar. Die beiden Verteilungen sind nach KUMMER (1974) unter Berücksichtigung eines eventuell von einem zentralen Aufenthaltsgebiet innerhalb der individuellen Aktionsräume ausgehenden Attraktionswertes $\bar{a}$ angenähert (gestrichelte Kurven). Als Attraktionswert wurde der gleiche Wert wie in Abb. 4 (potentiell gruppierte Hasen: $\bar{a} = 0.68$) angenommen. Q = standardisierte Häufigkeitswerte.

Abb. 10:

Die Häufigkeitsverteilungen der Distanzen zwischen dem ersten beobachteten Standplatz zu allen weiteren je Individuum beobachteten Standplätzen in verschiedenen Zeitabschnitten. A: 3.7-31.7.1973; B: 2.6-27.6.1973; C: Abstände zwischen individuellen Standplätzen von Hasen, die in der gleichen Nacht mehrmals beobachtet wurden.

Abb. 11:

Die relativen Dislokationsdistanzen sichtmarkierter Feldhasen in der Selzacherwiti im Zeitraum Juni/Juli 1973. Bei 8 Individuen wurden die Distanzen (D) vom erstbeobachteten Standplatz zu allen weiteren Standplätzen ermittelt und durch die durchschnittliche in dieser Zeit beobachteten individuelle Dislokationsdistanz (D) relativiert. Die Strich-Punkt-Linie veranschaulicht die Veränderung der gleitenden Mittelwerte je dreier aufeinanderfolgender Mediane (s. Tab. 8).

Abb. 12 a-i:

Dislokationsdistanzen und -richtungen sichtmarkierter Feldhasen in der Selzacherwiti in Abhängigkeit von der Zeit und von den Verteilungsmustern der deckunggebenden bzw. hochwüchsigen Kulturen während der Beobachtungsperiode von Ende Juli bis anfangs Oktober 1974. Aufeinanderfolgende Beobachtungen (Punkte = beobachtete Standplätze) sind mit einer geraden Linie verbunden, um die zeitliche Reihenfolge zu zeigen. Grosse Punkte bezeichnen Standplätze, an denen der betreffende Hase nicht weiter als 25 m von einem anderen Hasen entfernt beobachtet wurde ("sozialer" Standplatz), mittlere Punkte bezeichnen Standplätze in maximal 75 m Entfernung zu einem anderen Hasen (Standplatz innerhalb einer Tendenz-Gruppe) und kleine Punkte die mehr als 75 m von anderen Hasen beobachteten Standplätze. Die erste Beobachtung ist mit einem Quadrat, die letzte mit einem Dreieck markiert. Informationshalber sind die im Bereich der beobachteten Standplätze liegenden hochwüchsigen Kulturen wie Getreide (G), Mais (M), Rüben (R) und Kartoffeln (K) eingezeichnet. Diese Felder wurden auch dann eingezeichnet, wenn sie während der Beobachtungsperiode abgeerntet wurden, sofern sich der betreffende Hase vor dem Erntezeitpunkt in ihrer Nähe aufgehalten hatte. Ein Vertreibungseffekt durch die Ernte einzelner Felder konnte im Einzelfall nicht festgestellt werden.

Abb. 13:

Die durchschnittliche Distanz zu Maisfeldern während der circadianen Phase hoher Aktivität in Abhängigkeit von verschiedenen Altersklassen bei nicht-markierten Feldhasen der Selzacherwiti. Die Definition der Altersklassen finden sich in der Legende zu Tab. 10. Die Altersklassen $A_1 - A_4$ entsprechen zeitlich etwa einem Wachstumsabschnitt von je einem Monat. Z- Wert = mittlerer Abstand zufälliger verteilter Punkte zu Maisfeldern im Untersuchungsgebiet.

Abb. 14a:

Der prozentuale Anteil der innerhalb von sozialen Gruppen beobachteten Standplätze an der Gesamtzahl der pro Distanzklasse gefundenen Standplätze. Die Distanzskala betrifft wie in Abb. 8 wiederum die zwischen den individuellen Standplätzen beobachteten kürzesten Abstände. Standplatzabstände über 800 m wurden nur bei einzelnen markierten Feldhasen gefunden, wie die Fallzahlen (N Fälle) für die verschiedenen Distanzbereiche zeigen. Die der besseren Vergleichbarkeit halber miteinander verbundenen Klassenwerte sind somit nur im Bereich zwischen 0 und 800 m einigermaßen repräsentativ. Die Kurve mit den tieferen Werten veranschau-

licht die prozentualen Häufigkeiten der innerhalb von Gruppen beobachteten individuellen Standplätze (SH), während jene mit den höheren Werten die prozentualen Anteile der Standplätze innerhalb von Gruppen und Tendenzgruppen in Abhängigkeit von der Distanz angibt. Durch diese Darstellung ergeben sich flächig die Anteile der Einzelhasen-Standplätze (EH) sowie der tendenzgruppierten Hasenstandplätze (TH) und die skalengemässen Anteile der sozialgruppierten Hasen-Standplätze (SH) in Abhängigkeit von der Distanz zwischen allen beobachteten individuellen Standplatz-Abständen (Summen der je Klasse bei 9 Hasen ermittelten Häufigkeiten). Die zugehörigen Daten finden sich in Tab. 11. (x-Achse: Distanz in m).

Abb. 14 b:

Die einzelnen in dieser Graphik dargestellten Kurven dienen der Verdeutlichung der in Abb. 14a veranschaulichten Befunde. Anhand der Werte aus Tab. 11 wurde die Quotienten aus den prozentualen Anteilen der Kategorien c (Standplätze innerhalb von Gruppen) und b (Standplätze innerhalb von Tendenzgruppen) errechnet. Die natürlichen Logarithmen dieser Quotienten sind pro Distanzklasse angegeben ($\blacktriangle$) und mit fett gestrichelten Linien miteinander verbunden. Sie zeigen die distanzabhängige Tendenz zu engen sozialen Gruppierungen innerhalb der individuellen Aktionsräume. Spiegelbildlich dazu sind die natürlichen Logarithmen der Quotienten b/c, deren Werte ($\bullet$) mit fetten, ungebrochenen Linien miteinander verbunden sind. Sie zeigen den distanzabhängigen Trend zu gelockerten Gruppierungen. Mit einer dünnen gestrichelten Linie verbunden ($\ast$) sind die Quotienten a/b+c (a = Standplätze ausserhalb von Gruppen), welche die Tendenz zur Wahl von Standplätzen mit geringerer sozialer Kontaktwahrscheinlichkeit zeigen. Auch diese Werte sind logarithmisch transformiert, um den unter 1 liegenden Werten eine vergleichbare Dimension zu geben ($\ln Q$). Die Distanzen auf der x-Achse sind in m angegeben.

Abb. 15:

Verteilung der aus Tab. 12 qualitativ bestimmten überdurchschnittlichen Häufigkeiten der Abstände zwischen "sozialen" Standplätzen im Spektrum der beobachteten Nachbardistanzen zwischen allen Standplätzen eines Hasen. Die schwarz-weissen Punkte bezeichnen diese sog. "sozialen Zentren", die Pfeile die Grösse der individuellen maximalen Aktionsraum-Durchmesser. Die Zentren sind entsprechend ihrer Reihenfolge im individuellen Distanzgradienten zum Vergleich mit gestrichelten Linien miteinander verbunden. Der Zahlencode am linken Rand stimmt mit der individuellen Nummerierung der beobachteten markierten Hasen in Tab. 12 überein. Die Werte "% soz." geben je Individuum den Anteil der insgesamt innerhalb von sozialen Gruppen beobachteten

Standplätze in Prozent an. Beobachtungsperiode: Juli - Oktober 1974.

Abb. 16:

Häufigkeitsverteilung der Standplatz-Frequenzen auf mehrmals hintereinander jeweils vom gleichen Individuum besuchten Kulturfeldern, mit oder ohne Sozialkontakte, Standort-Felder (leere Punkte; gestrichelte Kurve) und prozentuale Häufigkeit "sozialer Kontakte" (schwarze Punkte; durchgezogene Kurve) in Abhängigkeit der Aufenthaltsdauer in Tagen auf einzelnen Feldern. Die Häufigkeit "sozialer Kontakte" ist in Tab. 14 als Variable K definiert. Für die Berechnung der Werte wurden die Beobachtungen an allen markierten Hasen im Zeitraum Juli-Oktober 1974 zusammengefasst.

Abb. 17:

Durchschnittliche prozentuale Häufigkeit "sozialer" Standplätze (siehe Tab. 12) und zugehörige Standardabweichungen in Abhängigkeit von den mittleren Abständen zwischen den beobachteten individuellen Standplätzen weiblicher (A) und männlicher (B) Hasen. Das Material basiert auf Beobachtungen an 5 markierten Häsinnen und 3 markierten Rammlern im Juli-Oktober 1974.

Abb. 18:

Die Fortbewegungsgeschwindigkeit von Feldhasen im Bereich und beim Ueberqueren von Strukturen im Winter. Die Geschwindigkeit wurde anhand der Schrittlängen bei Hasenspuren im Schnee bestimmt (SL = Schrittlänge in cm). In der Darstellung sind die durchschnittlichen Schrittlängen in Abhängigkeit von der Distanz zu einer Struktur (DHS = dispersionshemmende Struktur) aufgezeichnet. Die Distanz zur Struktur ist in Schritt-Einheiten (SE) angegeben. Eine Einheit bedeutet einen Schritt, wobei die Distanz je nach Geschwindigkeit variiert. Die Bewegungsrichtung im Bild verläuft von links nach rechts über folgende Strukturen: A = Waldrand (n = 8 aus dem Wald austretende Spuren), B = Waldrand (n = 5 in den Wald hineinführende Spuren), C = Hecken-Randlinie (n = 5 aus der Hecke hinausführende Spuren), D = Teerstrasse 2. Klasse (n = 7), E = breiter Feldweg mit Fahrspuren im Schnee (n = 5), F = nicht befahrener, schneebedeckter schmaler Feldweg (n = 5).

Abb. 19:

Die Verteilung von Feldhasenspuren in der Selzacherwiti im Winter 1973. Die Spuren wurden entlang von Taxationslinien zwischen den Feldwegen in Längsrichtung des Untersuchungsgebietes gezählt und die Spurendichte als Anzahl Spuren pro 100 m Taxationslinie je Wegnetz-Rechteck errechnet. In der Abbildung a umfasst das Verteilungsmuster die am 28.1.1973 gezählten Spuren von mindestens der vorangegangenen Woche. Die Spurenverteilung vom 20.2.1973 (Abb. b-d) liess sich in drei Zeitabschnitte gliedern (Spuren der nächtlichen Aktivität, Spuren der frühen Morgenstunden und Spuren tagaktiver Hasen), da anhaltender leichter Schneefall in der vorangegangenen Nacht eine Unterscheidung des "Alters" der Spuren ermöglichte. Weitere Erläuterungen: s. Legenden zu den einzelnen Abbildungen.

Abb. 20:

Die Häufigkeit von auf der Strasse überfahrenen Hasen im Revier "Inseli" zu verschiedenen Monaten im Verlauf eines "theoretischen" Jahres (a) bzw. im Verlauf einer "theoretischen" Woche (b). Für die Darstellung wurden die Fallhasen-Zahlen von 5 Jahren (1969-73) zusammengefasst. In diesem Zeitraum wurden vom Wildhüter des Jagdreviers insgesamt 119 Fall-Hasen registriert.

Abb. 21:

Veränderungen im Verteilungsschwerpunkt der Hasenpopulation in der Selzacherwiti im Jahresverlauf. Q = Quotient aus der in den flussnäheren Teilarealen beobachteten Hasenzahl und der in den zivilisationsnäheren Arealen beobachteten Hasenzahl je Taxation. Abgrenzung der Teilareale s. Abb. 1 b. Q errechnet sich als $(D+E+F)/\text{Total}$. Punkte: Taxationen im Jahr 1973; Sterne: Taxationen 1974; Dreiecke: Taxationen 1975. Die gestrichelte Linie gibt den Q -Wert bei Gleichverteilung an. Bei den Taxationen vom Juli 1973 wurde jeweils nur eine der zwei in einer Nacht aufeinanderfolgenden Taxationen berücksichtigt und zwar diejenige, die mehr im Bereich der zentralen Nachtstunden lag. Zahlen 1-4, 7-9, 11, 12 = Monate, a = vegetationsreicher Jahresabschnitt, b = vegetationsarmer Jahresabschnitt.

Abb. 22:

Die Veränderung im Verteilungsschwerpunkt der Hasenpopulation in der Selzacherwiti in Abhängigkeit vom zeitlichen Abstand zum 1. Juni. Beobachtungsperiode: November 1972 bis März 1975. Definition von Q siehe Legende zu Abb. 21. $\ln d$ = natürlicher Logarithmus der Anzahl Tage zwischen Taxationsdatum und dem 1. Juni.

Abb. 23:

Das Verteilungsmuster der beobachteten Hasen-Standplätze aus 7 Taxationen vom 18.6. - 5.7.1973 im Aarefeld, einem etwa 100 ha grossen flachen Ackerbaugelände unmittelbar jenseits der Aare süd-östlich der Selzachermühle. Die gezackten Linien bedeuten Vegetationsstreifen mit Bäumen und Büschen. Seitenlänge der Koordinaten-Quadrate = 1 km.

Abb. 24:

Das Verteilungsmuster der beobachteten Hasen-Standplätze und Gruppenstandorte aus 4 Taxationen vom 19.3. - 27.3.1973 in der Selzachermühle. Schwarze Punkte bedeuten Standplätze von Einzel-Hasen; Kreise bezeichnen Standorte von Gruppen (grosse Kreise sind Gruppen mit mehr als zwei Hasen).

Abb. 25:

Das Verteilungsmuster von Gruppenstandorten aus 10 Taxationen im April 1973 in der Selzachermühle. Leere Dreiecke: Gruppen mit zwei Hasen (sog. Zweiergruppen). Schwarze Dreiecke: Gruppen mit mehr als zwei Hasen.

Abb. 26:

Vergleich der flächenbezogenen Häufigkeitsverteilungen von Standplätzen, an denen die betreffenden Hasen Rammelverhalten zeigten (Element "ral") bzw. vorwiegend beim Fressen beobachtet wurden (Element "fre"). Beobachtungsperiode: März und April 1973 in der Selzachermühle. Räumliche Orientierung vgl. Abb. 24 und 25.

Abb. 27:

Häufigkeitsverteilungen der Abstände zwischen zufällig verteilten Punkten (Z) bzw. den Mittelpunkten der Wegnetz-Felder (M) in der Selzachermühle. Die Klassenhäufigkeiten im Bereich 0-1000 m wurden mit einer Kreisraster-Folie ermittelt. Als Messpunkte dienten eine zufällige Auswahl von Z-Punkten bzw. alle M-Punkte.

Abb. 28:

Vergleich der Häufigkeitsverteilungen der Abstände zwischen den beobachteten Hasenstandplätzen in verschiedenen saisonalen Zeitabschnitten mit theoretischen Modell-Verteilungen (s. S. 49). Die je Taxation ermittelten Distanzklassenwerte wurden saisonal zusammengefasst (V_i), die Differenz zu den pro Distanzklasse bei zufälliger Verteilung zu erwartenden Werten (s. Abb. 27, Z-Werte) und die resul-

tierenden Abweichungen durch die Erwartungswerte relativiert (d.h. $Q = B - E/E$; $\ln Q$ = natürlicher Logarithmus von Q). Die Klassenwerte sind der besseren Vergleichbarkeit halber mit Linien verbunden. Die gestrichelte Linie verbindet jeweils die unter einer bestimmten theoretischen Annahme zu erwartenden $\ln Q$ -Werte. Wenn zwei Modellannahmen gleichzeitig in den Vergleich einbezogen wurden, sind die Werte der zweiten Übersichtshalber mit gepunkteten Linien verbunden. Definition der saisonalen Zeitabschnitte V_1-V_5 ; V_{1-5} : siehe Legende zu Tab. 24 sowie S.49. Unter a sind die Verteilungen jener saisonalen Abschnitte dargestellt, die mittel bis stark von den theoretischen Annahmen abweichen, unter b diejenigen mit relativ guter Übereinstimmung mit bestimmten Modellverteilungen.

Abb. 29:

Fahrplan der Taxationsserie im Juli 1973. Oben ist die Anzahl Taxationen angegeben, bei denen die einzelnen Stunden-Intervalle erfasst wurden ($n \text{ TX/h}$). Die eingerahmten Punkt-Zeilen geben die Dauer der einzelnen Taxationen an. Die Taxation vom 18.7. dauerte beispielsweise von 20.15 - 23.20 Uhr und wurde anschliessend wiederholt (23.30 - 05.15 Uhr). In der Stunde von von 19.00 - 20.00 Uhr wurde nur am 20.7. taxiert; entsprechend beträgt die Zahl der Taxationen in dieser Stunde $n\text{TX/h} = 1$.

Abb. 30:

Die relativen Abweichungen der Anzahl beobachteter Feldhasen von den Erwartungswerten in Abhängigkeit von der Nachtzeit im Juli 1973 in der Selzacherwiti. B = Gesamtzahl der je 30-Minuten-Intervall beobachteten Hasen. E = Summe der Produkte aus den durchschnittlich zu erwartenden Hasendichten und der abgeleuchteten Fläche je Vegetationstyp je 30-Minuten-Intervall (vgl. Tab. 28). Die gestrichelte Linie verdeutlicht den mit der angegebenen Gleichung geschätzten generellen Trend. Der Wert 0.0 auf der Ordinate wird dann erreicht, wenn Erwartungswert E und beobachteter Wert B übereinstimmen.

Abb. 31:

Die relativen Abweichungen der Anzahl auf Vegetationstypen der Sichtbehinderungsklasse 0.0-0.4 beobachteten Feldhasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit. B = Beobachtungshäufigkeit pro 30-Minuten-Intervall. E = Erwartungswerte: Summe der Produkte aus den durchschnittlich zu erwartenden Hasendichten und der abgeleuchteten Fläche von Feldern der Sichtbehinderungsklasse 0.0-0.4 je Zeitintervall (vgl. Tab. 27).

Die gestrichelte Linie entspricht dem mit der auf S. 77 angegebenen Gleichung geschätzten generellen Trend (Abb. 30).

Abb. 32:

Korrigierte relative Abweichungen der Anzahl auf bestimmten Kulturtypen der Sichtbehinderungsklasse 0.5-0.8 beobachteten Feldhasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit. Durch rechnerische Korrektur wurde der in Abb. 30 dargestellte generelle Trend eliminiert. B = Beobachtungshäufigkeit. E = Erwartungswert je 30-Minuten-Intervall (vgl. Text S. 78) Folgende Kultur-Typen sind in der Graphik berücksichtigt: a = Wiesen, b = Wiesen mit Kleeanteil und c = Kleefelder.

Abb. 33:

Vergleich der zeitabhängigen Veränderung der relativen Abweichungen in der Beobachtungshäufigkeit auf Kulturtypen der Sichtbehinderungsklasse 0.4-0.8 mit der Veränderung der absoluten Abweichungen von der durchschnittlichen Gruppierungshäufigkeit von 0.4155 (= 41.55 %).

- a) durchschnittliche relative Abweichungen vom Erwartungswert bei bestimmten, häufig frequentierten Vegetationstypen (vgl. Abb. 31) in Abhängigkeit von der Nachtzeit ($\emptyset$ B-E/E pro Stundenintervall). Die Abszissen-Skala entspricht derjenigen in Abbildung b.
- b) Relativierte absolute Abweichungen von der durchschnittlich beobachteten Gruppierungshäufigkeit (Anzahl Gruppierte/ Gesamtzahl beobachteter Hasen). Definition des S_2 -Indexes: siehe Legende zu Tab. 33. Die S_2 -Werte sind pro 30-Minuten-Intervall angegeben.

Die Werte in a und b sind der besseren Vergleichbarkeit halber mit Linien verbunden. Die Dreiecke markieren die einander entsprechenden Minima in Bild a bzw. Maxima in Bild b; die Übereinstimmung ist mit gestrichelten Linien verdeutlicht.

Abb. 34:

Zusammenhang zwischen der Zahl der Felder, auf denen Gruppen beobachtet wurden (= n = gruppenpositive Felder), und der Zahl aller Felder, auf denen Gruppen erwartet werden können (= N = potentielle Gruppen-Standorte). Die Wert-Paare wurden von insgesamt 8 Zeitabschnitten (vgl. Tab. 36 b) gebildet. Siehe auch Text S. 84.

Abb. 35:

Die relativen Abweichungen von den zwischen gruppenpositiven Feldern und potentiellen Gruppen-Standorten in verschiedenen Nachbarabständen zu erwartenden Häufigkeit von Gruppen besetzter Felder. Die Meterangaben auf der Abszisse beziehen sich auf die kürzesten Distanzen zwischen einem von Gruppen besetzten Feld und den benachbarten von Gruppen ebenfalls besetzten Feldern bzw. Feldern, auf denen Gruppen zu erwarten wären. Die Messungen beschränken sich auf den interessierenden Nachbarschaftsbereich von gruppenpositiven Feldern im Umkreis von max. 800 m. Näheres s. Text S. 104. Leere Punkte = beobachtete Abweichungen im ersten Drittel der nächtlichen Aktivitätsperiode; Dreiecke = Abweichungen im zweiten Drittel und leere Quadrate = Abweichungen im letzten Drittel. Siehe auch Tab. 36 b. Zum Vergleich ist gestrichelt die Häufigkeitsverteilung angegeben, die bei der Verteilungsmusteranalyse im Frühjahr (vgl. Tab. 24: V_2) gefunden wurde.

Abb. 36:

Korrelation zwischen den relativen Abweichungen (A_R) von der je Distanzklasse im Umkreis von gruppenpositiven Feldern zu erwartenden Häufigkeit an von Gruppen besetzten Feldern im zeitlichen Bereich der Randstunden und den entsprechenden Abweichungen (A_Z) im Zeitbereich der zentralen Stunden (vgl. Tab. 36 b).

Abb. 37:

Modellbeispiel für die Entstehung einer auf sozialer Attraktion beruhender regelmässiger Anordnung von Hasen-Gruppierungen. Aufgrund des unter A vorgegebenen Musters zufällig verteilter Hasen (Silhouetten) und zufällig verteilter bevorzugter Nahrungsplätze (Quadrate) wurden nach bestimmten Kriterien Hasen-Verteilungsmuster simuliert. Dabei wurde folgendes Vorgehen gewählt: Als Grösse für den dargestellten Raum wurde eine Fläche von 2 km^2 angenommen. Entsprechend dem tatsächlich gefundenen mittleren Aktionsradius (für einen Hasen im Bild A als Kreis eingezeichnet) wurde die Erreichbarkeit der Nahrungsplätze für die verschiedenen Hasen bestimmt. Die Zahlen in den Quadraten geben an, für wieviele Individuen ein Platz im Bereich der Aktionsradien liegt. Die Verteilungsmuster wurden simuliert, indem die Hasen in zufälliger Reihenfolge den individuell erreichbaren Plätzen zugewiesen wurden, und zwar der erste Drittel dem nächstliegenden der mit der grössten Zahl qualifizierten Felder, der zweite Drittel dem nächsten bereits von einer beliebigen Zahl von Hasen besetzten Feld und den letzten Drittel dem Feld, dem vorgängig die grösste Zahl von Hasen zugeordnet

worden war. Dieses Vorgehen wurde zehnmal wiederholt, wobei die Hasenreihenfolge immer wieder neu nach dem Zufallsprinzip bestimmt wurde. Bei jeder Simulation wurden Individuen, die nach Abschluss der Zuordnung einzeln blieben, dem von der grössten Zahl an Hasen besetzten Feld innerhalb des Aktionsraum-Durchmessers zugewiesen. Für jedes Feld wurde die Gesamtzahl gruppierter Hasen aus den 10 Simulationen errechnet. Das Resultat ist im Bild B dargestellt. Die grossen durchgezogenen Kreise bezeichnen Felder, auf denen die Summe der zugeordneten Hasen grösser als 30 war, die mittleren Kreise die Felder mit einer Summe zwischen 2 und 29 (eff. 11-22) und die kleinen Kreise Felder mit der Summe Null. Die Darstellung zeigt deutlich, dass die Felder mit hohen Werten tendenziell regelmässig angeordnet sind; sie liegen annähernd auf dem Umkreis eines Aktionsraumes (gestrichelter Kreis). Nach dieser Darstellung würde man noch ein viertes stark frequentiertes Feld auf dem eingezeichneten Umkreis erwarten, doch fehlt dort ein distanzmässig geeigneter Platz.

Abb. 38:

Einige Verfahren, wie hexagonale Felder durch einfache Modifikationen der Ausrichtung des hexagonalen Gitternetzes sowie der Flächengrösse jeder Gitternetz-zelle leicht umgruppiert werden können. In den neun Diagrammen sind die zentralen Orte, welche spezielle Funktionen erfüllen, durch Doppelkreise angegeben, die abhängigen Orte durch offene Kreise, wenn sie innerhalb der Gitterzelle liegen, und durch ausgefüllte Kreise, wenn sie auf der Umgrenzungslinie einer Gitterzelle liegen. k -Wert = Anzahl der von einem zentralen Ort abhängigen Orte. (Quelle: LOESCH, 1954).

Abb. 39:

Relative Effizienz von hexagonalen Territorien nach CHRISTALLER (1933) und LOESCH (1954). Abszisse: Zahl der abhängigen Orte. Ordinate: maximale Distanz vom zentralen Ort zum entferntesten abhängigen Ort. k -Werte = Anzahl der von einem zentralen Ort abhängigen Orte (vgl. Abb. 38).

Anhang b)

Tabellen

Tabelle 1a: Feldhasen-Ethogramm für nächtliche Freilandbeobachtungen mittels Scheinwerfern

Nr.	Code	Verhaltensselement	Definition	Beobachtungshäufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
1	adre	Sich-um die eigene-Achse-Drehen	Hasse dreht sich an Ort ohne Unterbrechung im Kreis (270-360° um eigene Achse).	selten	Offenbar Teil des Sozialverhaltens, da nur im Zusammenhang mit Rammelaktivität beobachtet.
2	bez	Beieinandersitzen	Zwei Individuen sitzen (sitz) oder hocken (ho) mit einer Nachbardistanz von 0-1 Meter nebeneinander.	selten	Wahrscheinlich soziale Bedeutung. In der Regel nur in Kombination mit Rammelverhalten beobachtet.
3	buk	Buckeln	Hasse streckt sich stehend nach oben; Rücken stark konvex, Beine vertikal gestreckt.	selten	Komfortverhalten. Meist nach Ruhephase beobachtbar.
4	drü	Drücken	Eng-sich-an-den-Boden-Schmiegen in duckender Stellung. Wie "du", aber flachere Silhouette, Rücken konkav und Ohren unterhalb Hals-Rückenlinie an Körper angelegt.	selten	Feindvermeidung. Meist bei Annäherung an ruhenden oder duckenden Hasen auf Distanz unter 20 Meter beobachtbar.
5	du	Ducken	Bauch den Boden berührend, Kopf auf den nach vorn ausgestreckten Vorderläufen, Ohren an Körper gelegt. Hinterläufe unter den Körper gezogen.	häufig	Teilweise Feindvermeidung. Am häufigsten zu Beginn bewegungsaktiver Phasen beobachtet

Tabelle 1a: (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltenselement	Definition	Beobachtungs- häufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
6	flu	Flüchten	Wie "hop", aber rascher (mehr als 25 Schritttfolgen/15 Sek.).	häufig	Teils Feindvermeidung (Flucht), teils rasche Gangart im Zusammenhang mit Sozialverhalten
7	fol	Folge-Laufen	Wie "flu", aber paarweise hintereinander; Abstand < 20 m. Meist bogenförmige Parcours.	gelegentlich	Ausschliesslich im Zusammenhang mit Sozialverhalten beobachtet (Rammelaktivität)
8	fop	Folge-Hoppeln	Wie "hop", aber paarweise hintereinander; Abstand weniger als 5 Meter.	gelegentlich	Wahrscheinlich ausschliesslich Teil des Sozialverhaltens
9	fre	Fressen	Nahrungsaufnahme (min. 3 Sekunden ohne Unterbruch) in "ho"-Stellung oder fixierter "ru"-Stellung.	häufig	Hauptsächlich Nahrungsverhalten. Oft wahrscheinlich auch Zeichen von Unsicherheit oder im Zusammenhang mit Sozialverhalten
10	froz	Frontal-Sitzen	Paarweises "siz" im Abstand von max. 20 Metern; Front dem Partner zugewandt	selten	Ausschliesslich im Zusammenhang mit Sozialverhalten beobachtet (Rammelaktivität)
11	har	Harnen	Harnstrahl	nie eindeutig beobachtet	

Tabelle 1a : (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltensselement	Definition	Beobachtungs- häufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
12	hiz	Hintereinander-Sitzen	Paarweises "siz" oder "ho" im Abstand von max. 20 Metern; Position hintereinander mit gleicher Blickrichtung.	selten	Vermutlich nur im Zusammenhang mit Sozialverhalten beobachtbar
13	ho	Hocken	Standfläche Vorder- und Hinterbeine (Unterschenkel). Körper nicht voll aufgerichtet. Ohren bezüglich der Vertikalen 5-40° abgewinkelt.	häufig	Hinsichtlich ihrer Bedeutung in verschiedenen Situationen schwer interpretierbare "Ruhestellung"
14	hodu	Hockendes Ducken	Wie "ho", aber Körper stärker zusammengezogen. Ohren an Körper gelegt.	häufig	Wahrscheinlich teils Andeutung von Feindvermeidungsverhalten. Oft auch am Anfang und Schluss bewegungsaktiver Phasen, sowie bei böigem Regenwetter beobachtbar
15	hop	Hoppeln	Wechselweises Vorziehen der Vorder- und Hinterbeine, wobei die Vorderbeine hintereinander, die Hinterbeine gleichzeitig und bis zur Ferse aufgesetzt werden. 10-25 Schrittfolgen/15 Sekunden.	häufig	In der Regel reines Lokomotionsverhalten.

Tabelle 1 a: (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltenselement	Definition	Beobachtungshäufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
16	keg	Kegeln	Aufrichten auf Hinterbeine mit starker Körperstreckung und vertikaler Ohrenstellung	selten	Wahrscheinlich Orientierungsverhalten, ev. im Zusammenhang mit Feindvermeidung
17	klip	Klippen	Gleichzeitiges oder alternierendes Heben und Senken der Ohren in "siz"-, "ho"- oder "vor"-Stellung	gelegentlich	Bedeutung unklar. Eventuell Ausdruck von Unsicherheit.
18	kon	Kontakt-Sitzen	Körperkontakt mit anderem Hasen in "siz"-, "ho"- oder "du"-Stellung.	selten	Vermutlich ausschliesslich soziale Bedeutung
19	kot	Koten	Absetzen von Losung, teils bei geducktem Vorderkörper unter Spreizung und Streckung der Hinterbeine	nie eindeutig beobachtet	Das als Definition angegebene Verhalten konnte nur auf grosse Distanz beobachtet werden. Es war deshalb nicht möglich, die Losung selbst auszumachen. Eine Verwechslung von Koten und Harnen ist zudem nicht ausgeschlossen.
20	kraz	Kratzen	"Ausbürsten" von Körperteilen mit Hinterbeinen	selten	Komfortverhalten

Tabelle 1a: (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltenselement	Definition	Beobachtungshäufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
21	li	Liegen	Längs ausgestreckt, auf der Körperseite liegend	selten	Ruhen
22	männ	Männchen-Machen	Wie "keg", aber auf Hinterbeinen aufgerichtet	selten	Orientierungsverhalten, ev. Feindvermeidung
23	nas	Nasen-Kontakt	Hase berührt mit der Schnauze den Körper eines anderen. Spez.: "nasnas" = Nasen-Nasen-Kontakt.	selten	wahrscheinlich ausschließlich soziale Bedeutung
24	nasu	Nasen-Suchen	Nasenkontakt mit artfremdem Objekt in "ho"-Stellung oder während "rü".	häufig	Wahrscheinlich Orientierungsverhalten. Bedeutung ev. auch im Zusammenhang mit Nahrungsverhalten oder Sozialverhalten (arteigene Geruchsspuren an artfremden Objekten)
25	osü	Ohren-Schütteln	Lockeres Schütteln der Ohren durch ruckartige seitliche Bewegung des Kopfes. Ohren knicken nahe beim Kopf leicht nach der Seite.	gelegentlich	Bedeutung unklar. Vermutlich Teil des Komfortverhaltens. Oft unmittelbar nach Beendigung einer Ruhephase beobachtbar.

Tabelle 1a: (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltenselement	Definition	Beobachtungshäufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
26	pal	Parallel-Laufen	Wie "fol", aber paarweise nebeneinander	selten	Ausschliesslich im Zusammenhang mit Sozialverhalten (Rammelaktivität) beobachtet
27	paz	Parallel-Sitzen	Wie "hiz", jedoch Position nebeneinander mit gleicher Blickrichtung	selten	Vermutlich nur im Zusammenhang mit Sozialverhalten beobachtbar
28	pu	Putzen	Reinigen des Körpers mit Zunge, bzw. Zähnen; z.T. unter Zuhilfenahme von Hinter- oder Vorderbeinen (z.B. Ohrenputzen).	gelegentlich	Komfortverhalten
29	ral	Rammeln	Sammelbegriff für Sequenzen mit "fop", "fol", "froz", "adre", "pal", "paz" etc.	gelegentlich	Relativ häufig während der Zeit hoher Aktivität und im Bereich grösserer Gruppierungen
30	ru	Ruhen	Wie "du", aber Vorderpfoten ebenfalls Richtung Bauch geknickt	selten	Vermutlich reine Ruhestellung, wie bspw. "li" oder eventuell "du"
31	ru	Rücken	Mit Vorderbeinen einzelne Schritte nach vorn, bis Körper ausgestreckt; dann ruckartiges Nachziehen der Hinterbeine.	häufig	Meist in Zusammenhang mit Nahrungsverhalten

Tabelle la : (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltenselement	Definition	Beobachtungs- häufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
32	si	Sichern	Wie "siz", mit hochgestrecktem Kopf, teils mit leicht angehobenem Hinterteil und/oder "klip"	gelegentlich	Orientierungsverhalten, ev. Feindvermeidung
33	siz	Sitzen	Auf Keulen, Vorderbeine gegen den Boden gestemmt. Körper aufgerichtet, Ohren mehr oder weniger vertikal	häufig	Bedeutung teils unklar. Vermutlich in Zusammenhang mit Orientierungsverhalten; eventuell auch partielle Ruhestellung
34	sia	Schlagen	Schlagen gegen anderen Hasen mit den Vorderläufen in "män" oder "keg"-Stellung	selten	Ausschliesslich im Zusammenhang mit Sozialverhalten
35	slei	Schleichen	Relativ langsame Fortbewegung mit niedriger Silhouette: Bauch berührt zeitweise den Boden, Rücken konkav, Ohren an Rücken gelegt	selten	Regelmässig bei gefangenen Hasen unter dem Wurffangnetz beobachtet. Feindvermeidungsverhalten, wenn "flü" unmöglich ?!
36	sleu	Schleudern	Nach-Hinten-Schleudern der Hinterbeine (Ausschlagen) aus "ho"-Stellung oder während Lokomotion	gelegentlich	Bedeutung unklar. Eventuell Komfortverhalten. Wirkt launisch und "unmotiviert"

Tabelle 1a : (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltenselement	Definition	Beobachtungshäufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
37	spr	Sprinten	Sehr rasches "flu" aus dem Stand über max. 15 Meter	selten	Bedeutung unklar. Gelegentlich im Bereich von Gruppierungen beobachtet.
38	spru	Sprung	Vertikaler Sprung aus dem Stand; alle Beine ohne Bodenkontakt	selten	Bedeutung unklar. Eventuell Ausdruck von Unsicherheit. Vermutlich auch spielerische Komponente.
39	stre	Strecken	Ausstrecken der Hinterbeine bis zu den Zehen, meist auch der Vorderbeine. Rücken konvav, Bauch ohne Bodenberührung.	gelegentlich	Komfortverhalten. Oft nach Ruhestellungen.
40	vor	Vorstehen	Standfläche Vorder- und Hinterbeine (letzttere angewinkelt), Hinterteil leicht gesenkt, Vorderbeine vertikal und Kopf erhoben. Variante: ein Vorderbein angewinkelt, ohne Bodenkontakt.	gelegentlich	Wahrscheinlich Orientierungsverhalten
41	wälz	Wälzen	Seitliches Überrollen mit anschließendem Sich-Schüttein	selten	Komfortverhalten

Tabelle 1 a.: (Fortsetzung)

Nr.	Code	Verhaltenselement	Definition	Beobachtungshäufigkeit	Interpretation/Bemerkungen
42	win	"Windspiel"	mittelschnelle Fortbewegung seitlich, meist auch auf Gegenseite. Teils mit "osü"	gelegentlich	Wahrscheinlich öfters bei Junghasen beobachtbar. Bedeutung unklar. Eventuell spielerische Komponente. Wirkt launisch und "unmotiviert"

Ergänzungen zum Ethogramm
=====

Intention:

Wird ein Verhaltenselement nur andeutungsweise gezeigt, so wird der Vermerk "Intention" beigefügt. Zum Beispiel:

frei = wie "fre", aber weniger als 3 Sekunden = Fressintention
foli = max. 5 Schrittfolgen beim einen Hasen = Folgelauf-Intention

Annäherung = Hase bewegt sich in Richtung eines Artgenossen und nähert sich dabei auf mindestens 15 m

Sprintauslösung = Hase löst durch sein Verhalten bei einem Artgenossen "sprint" aus

Fluchtauslösung = analog zu Sprintauslösung

alternierendes Hoppeln = zwei Hasen hoppelnd (hop) mehr oder weniger abwechselungsweise mit einem Abstand von max. 25 Metern zueinander in gleicher Richtung

Mindestens 3 der folgenden Elemente in 30 Sekunden: "kon", "bez", "froz", "paz", "hiz", "nas", "adre", "pal", "fop", "fol", "sla".

Rammelsequenz:

Tab. 1 b INTENSITÄTSTUFEN DES SOZIALVERHALTENS

(nach MERZ 1973)

Stufe	Verhalten	Definition und Beschreibung in Stichworten
1	Anäherung	Ein Hase bewegt sich in Richtung eines Artgenossen und nähert sich dabei auf mindestens 15 m.
	Sorintauslösung	Ein Hase löst durch sein Verhalten bei einem Partner eine rasche, kurzfristige Fortbewegung aus.
	Alternierendes Hoppeln	Zwei Hasen bewegen sich mehr oder weniger abwechselungsweise in gleicher Richtung mit einer maximalen Distanz von 25 m zueinander fort. Hoppeln: wechselweises Vorziehen von Vorder- und Hinterläufen, wobei die Vorderläufe nacheinander, die Hinterläufe gleichzeitig und bis zur Ferse aufgesetzt werden. Fluchten bis zu 80 cm.
	Folgehoppeln-Intention	Folgehoppeln: paarweises Hoppeln hintereinander. Intention: 1 - 3 Hoppelsprünge pro Hase.
2	Folgehoppeln	Paarweises Hoppeln hintereinander mit mehr als drei Hoppelsprüngen pro Hase.
	Folgeauf-Intention	Laufen paarweise hintereinander, oft in kreis- bis parabelförmigen Parcours. Laufen: wie Hoppeln, aber mehr als 80 cm Fluchten und Vorderläufe werden nur mit Zehenspitzen schräg zueinander auf den Boden gesetzt. Intention: 2 - 5 schnelle Hoppelsprünge pro Hase.
	Parallelauf	Fortbewegung nebeneinander mit gleicher Blickrichtung und maximal 30 m Distanz zum Partner.
	Nasenkontakt	Ein Hase berührt mit der Nase den Körper eines andern.
3	Kontaktsitzen	Ducken, hocken oder sitzen mit Körperkontakt. Ducken: Kopf berührt ausgestreckte Vorderläufe, Löffel dicht an den Körper gelegt, Hinterläufe unter den Leib gezogen. Hocken: Vorder- und Hinterläufe (Unterschenkel) bilden die Standfläche bei freiem Bauch und konvexem Rücken.
	Beieinandersitzen	Sitzen: auf Keulen, Vorderläufe gegen den Boden gestemmt.
	Frontalsitzen	Hocken oder sitzen auf maximal 1 m Entfernung.
	Parallelsitzen	Hasen sitzen einander zugewandt, auf höchstens 20 m Distanz.
3	Hintereinandersitzen	Sitzen oder hocken auf gleicher Höhe mit gleicher Blickrichtung, maximale Entfernung 20 m.
	Folgeauf	Sitzen oder hocken hintereinander mit gleicher Blickrichtung, höchstens 20 m Distanz.
	Schlagen	Vgl. Folgeauf Stufe 2
	Sequenzen	Schlagen mit Vorderläufen gegen Partner, in schräger Männchen- oder Kegellstellung, aber mit beliebiger Ohrenstellung. Kegeln: wie sitzen, unter Abheben der Vorderläufe bei aufgerichtetem Oberkörper und vertikal gestellten Ohren. Männchen: Zehenspitzen der Hinterläufe bilden Standfläche, sonst gleich wie kegeln.
3		Kontakt-, Beieinander-, Frontal-, Parallel-, Hintereinandersitzen, Nasenkontakt, Achsdrehen usw.
		Achsdrehen: Drehen um eigene Achse, mehr oder weniger an Ort. Mindestens 3 Elemente pro 30 Sekunden.

Tab. 2: Definitionen von Gruppen und Tendenzgruppen nach MERZ (unveröffentlicht).
Als Gruppe gilt eine Gruppierung von Hasen, in der die hier angegebenen Distanzkriterien sowohl bezüglich Individualdistanz als auch bezüglich dem Durchmesser der Gruppierung erfüllt sind. Für meine Zwecke basierte ich lediglich auf den hier definierten Distanzen zwischen Individuen.

G R U P P E N

Gruppengröße	Durchmesser in Metern	n-1 kürzeste Verbindungs- geraden zwischen n Indivi- duen in Metern maximal:
Zweiergruppen	0 - 25	25
Dreiergruppen	0 - 35	25
Gruppen mit 4 und mehr Indi- viduen	0 - 35	25

T E N D E N Z G R U P P E N

Größe der Ten- denzgruppen	Durchmesser in Metern	n-1 kürzeste Verbindungs- geraden zwischen n Indivi- duen in Metern	
		mindestens 1 kürzeste Verbindungs- gerade	maximal n-2 kürzeste Verbin- dungsgeraden
Tendenz- zweiergruppen	30 - 75	30 - 75	30 - 75
Tendenz- dreiergruppen	30 - 85	30 - 75	0 - 75
Tendenz- vierergruppen	30 - 110	30 - 75*	0 - 75
Tendenz- fünfergruppen	30 - 140	30 - 75	0 - 75
Tendenzgruppen mit 6 und mehr Individuen	30 - 150	30 - 75	0 - 75

Tab. 3: Die Häufigkeit sozialer Interaktionen als Funktion der Distanz zwischen irgendwelchen benachbarten Feldhasen. (NN-Dist. = nearest-neighbor-distance; I_{1-3} = Intensität der sozialen Interaktion, s.a. Tab. 1b, (nach MERZ, unveröffentlicht).

NN-Dist. geschätzt (Meter)	N Hasen	I_{1-3}		I_1		I_2		I_3	
		n	in %	n	in %	n	in %	n	in %
0 - 4	340	240	70.6	39	11.5	116	34.1	85	25.0
5 - 9	118	51	43.2	20	16.9	21	17.8	10	8.5
10 - 14	66	30	45.5	21	31.8	4	6.1	5	7.6
15 - 19	50	20	40.0	11	22.0	4	8.0	5	10.0
20 - 24	35	19	54.3	10	28.6	3	8.6	6	17.1
25 - 29	45	7	15.6	4	8.9	1	2.2	2	4.4
30 - 34	44	7	15.9	5	11.4	0	0.0	2	4.5
35 - 39	38	6	15.8	6	15.8	0	0.0	0	0.0
40 - 44	42	3	7.1	0	0.0	2	4.8	1	2.4
45 - 49	35	1	2.9	1	2.9	0	0.0	0	0.0
50 - 54	24	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
55 - 59	32	2	6.3	1	3.1	1	3.1	0	0.0
60 - 64	21	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
65 - 69	22	3	13.6	2	9.1	0	0.0	1	4.5
70 - 74	12	0							
75 - 79	15	0							
80 - 84	12	0							
85 - 89	10	0							
90 - 94	9	0							
95 - 99	7	0							
100 - 104	5	0							
105 - 109	7	0							
110 - 114	5	0							
115 - 119	5	0							
120 - 124	2	0							
125 - 129	1	0							
130 - 134	3	0							
135 - 139	2	0							
140 - 144	3	0							
145 - 149	5	0							
150 - 160	2	0							
Total	1017	389		120		152		117	

Tab. 5: Durchmesser der individuellen Standplatzverteilungsmuster in Abhängigkeit vom Geschlecht und der Beobachtungsdauer. (m = maximaler Aktionsraum-Durchmesser in Metern; $\bar{m}$ = durchschnittlicher Durchmesser; S = Standardabweichung).

Beobachtungs- dauer / Saison	individuelle Verteilungsmuster bei:					
	<u>Häsinnen</u>			<u>Rammlern</u>		
	max. beob. Durchmesser m	$\bar{m}$ $\bar{m}$	S S	max. beob. Durchmesser m	$\bar{m}$ $\bar{m}$	S S
<u>1 Jahr</u>						
Sommer-Herbst	337			650		
	525			675		
	550	569	121	800	763	235
	625			950		
	675			1038		
	700					
Winter-Frühling	425			763		
	875	650		988	975	168
				1175		
<u>2 Jahre</u>						
Sommer-Herbst				788		
				975	913	88
				975		
Winter-Frühling	350					
	650	558	148			
	675					
<u>3 Jahre</u>						
Winter-Frühling				1000		
				1075		
				1175	1112	80
				1200		

Tabelle 6: Maximale Luftliniendistanzen zwischen beobachteten Standplätzen markierter Aussatz-Hasen und dem Aussatzort in der Selzacherwiti im Zeitraum von 10 Monaten nach dem Aussatz im Dezember 1973.

Hase Nr.	Geschlecht	maximale Distanz zum Aussatz- ort in Metern	Bemerkungen
18	m	225	nach 2 Monaten verendet
4	m	312	
14	m	375	
5	w	388	
9	w	400	
13	w	400	
7	w	413	
15	w	475	
8	m	1625	
17	w	1688	nach min. 5 Mo- naten verendet
1	w	1900	
16	m	2125	
3	w	2125	
15	w	2275	ausserhalb der Witi nur noch 1x beobachtet

Tab. 7 a: Verteilungscharakteristik mittels Scheinwerfern Sommer 1973 in der Selzacherwiti beobachteter Feldhasen, die im März des gleichen Jahres für Radiotelemetrie-Versuche mit Halsbandsendern ausgerüstet worden waren. (Prozentzahlen gerundet). Die Häufigkeitswerte geben die Zahl der Distanzen an, die zwischen den Standplätzen in den Verteilungsmustern gemessen wurden.

Nachbardistanzklasse (Meter)							
Hase (n Beobach- tungen, Zeitraum)	0 - 99	100 - 199	200 - 299	300 - 399	400 - 499	500 - 599	600 - 699
Sender-Weiss (13, 1.7 Monate)	62 39 %	37 23 %	38 24 %	18 11 %	4 3 %		
Sender-Rot (19, 2 Monate)	76 21 %	69 19 %	77 21 %	72 20 %	37 10 %	23 6 %	6 2 %
Sender-Grün (10, 1.3 Monate)	29 28 %	37 36 %	27 26 %	8 8 %	3 3 %		
Total 3 Sender-Hasen	167 26.8 %	143 23.0 %	142 22.8 %	98 15.7 %	44 7.1 %	23 3.7 %	6 1.0 %

Tab. 7 b: Verteilungscharakteristik der beobachteten Standplätze sichtmarkierter Feldhasen in der Selzacherwiti in der Zeit von Juli bis Oktober 1974. Die Häufigkeitswerte geben die Zahl der Distanzen an, die zwischen den Standplätzen in den Verteilungsmustern gemessen wurden.

Hase (n Beobach- tungen)	Nachbardistanzklasse (m):													Total
	0 bis 99	100 bis 199	200 bis 299	300 bis 399	400 bis 499	500 bis 599	600 bis 699	700 bis 799	800 bis 899	900 bis 999	1000 bis 1099	1100 bis 1199	1200 bis 1299	
Blau-Grün (36)	187 15.3	250 20.5	242 19.8	201 16.5	87 7.1	100 8.2	63 5.2	56 4.6	29 2.4	4 0.3	2 0.2			1221 in %
Blau-Rot (37)	260 21.1	324 26.3	351 28.5	229 18.6	61 5.0	7 0.6								1232 in %
Rechtsweiss (45)	254 13.1	521 27.0	465 24.1	347 18.0	219 11.3	106 5.5	21 1.1							1933 in %
Gelb-Blau (38)	235 16.9	390 28.1	421 30.4	239 17.2	84 6.1	16 1.2	2 0.1							1387 in %
Gelb-Grün (27)	157 22.6	250 36.0	200 28.8	76 11.0	11 1.6									694 in %
Linksrot (49)	276 12.1	528 23.1	501 21.9	289 12.6	103 4.5	23 1.0	30 1.3	82 3.6	88 3.8	147 6.4	92 4.0	44 1.9	50 2.2	33 2286 1.4 in %
Rechtsrot (40)	246 16.0	305 19.9	312 20.3	287 18.7	191 12.5	113 7.4	80 5.2							1534 in %
Rechtsgrün (31)	294 30.8	260 27.2	283 29.6	102 10.7	13 1.4	2 0.2	2 0.2							956 in %
Gelb-Rot (40)	234 14.7	378 23.7	382 23.9	338 21.2	223 14.0	29 1.8	5 0.3	8 0.5						1597 in %
Total 9 mar- kierte Hasen	2143 16.7	3206 25.0	3157 24.6	2108 16.4	992 7.7	396 3.1	203 1.6	146 1.1	117 0.9	151 1.2	94 0.7	44 0.3	50 0.4	33 12840 0.3 in %

Tab. 7 c: Verteilungscharakteristik der beobachteten Standplätze sichtmarkierter Feldhasen in der Selzacherwiti in der Zeit von März 1973 bis Januar 1974 (Prozentzahlen gerundet) Häufigkeitswerte: s. Tab. 6a.

Nachbar- distanz- Klasse:	Hase (m) (n Beob., Zeitraum)																	Total
	0 bis 199	100 bis 299	200 bis 399	300 bis 499	400 bis 599	500 bis 699	600 bis 799	700 bis 899	800 bis 999	900 bis 1099	1000 bis 1199	1100 bis 1299	1200 bis 1399	1300 bis 1499	1400 bis 1599	1500 bis 1600	1600 bis 2200	
Rechtsweiss I (24, 7.5 Mte.)	51	64	112	110	91	48	43	19	15	8	4							565 in %
Rechtsweiss II (16, 9 Mte.)	48	61	50	29	18	11	22	6	4	4								253 in %
Rechtsrot (23, 8.3 Mte.)	41	26	41	44	73	59	56	62	26	35	15	10	6	11	8	7	4	524 in %
Linksrot (20, 7 Mte.)	32	40	51	45	38	30	19	23	20	16	14	1	8	15	18	15	16	401 in %
Rechtsgrün (17, 8.5 Mte.)	65	62	49	60	39	11	2											288 in %
Linksgrün (18, 8 Mte.)	42	48	68	60	26	29	16	16	9	6								320 in %
Total 6 Markierte	279	301	371	348	285	188	158	126	74	69	33	11	14	26	26	22	20	2351 in %

Tab. 7 d: Verteilungscharakteristik der beobachteten "sozialen" Standplätze sichtmarkierter Feldhasen in der Selzacherwiti in der Zeit von Juli bis September 1974. (Messpunkte = Standplätze, die nicht weiter als 50 Meter von einem anderen Hasen entfernt waren). Häufigkeitswerte s. 6a.

		Nachbardistanzklasse (m):													
Hase	bis 99	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	1100	1200	Total
		bis 99	bis 199	bis 299	bis 399	bis 499	bis 599	bis 699	bis 799	bis 899	bis 999	bis 1099	bis 1199	bis 1299	
Blau-Grün	72	88	78	83	16	35	31	31	31	8	1				443 in %
	16.3	19.9	17.6	18.7	3.6	7.9	7.0	7.0	7.0	1.8	0.2				
Blau-Rot	100	149	104	108	23	3									487 in %
	20.5	30.6	21.4	22.2	4.7	0.6									
Rechtsweiss	102	208	168	148	86	53	8								773 in %
	13.2	26.9	21.7	19.1	11.1	6.9	1.0								
Gelb-Blau	77	141	175	72	36	5	1								507 in %
	15.2	27.8	34.5	14.2	7.1	1.0	0.2								
Gelb-Grün	57	68	70	29	3										227 in %
	25.1	30.0	30.8	12.8	1.3										
Linksrot	79	125	122	75	27	6	9								416 in %
	19.0	30.0	29.3	18.0	6.5	1.4	2.2								
Rechtsrot	67	98	71	86	75	38	23								458 in %
	14.6	21.4	15.5	18.8	16.4	8.3	5.0								
Rechtsgrün	102	118	112	30	4										366 in %
	27.9	32.2	30.6	8.2	1.1										
Gelb-Rot	115	142	135	174	158		5								757 in %
	15.2	18.8	17.8	23.0	20.9		2.8								
Total 9 markierte Hasen	771	1137	1035	805	428	161	77	77	52	23	22	11	2	10	4534
	18.6	26.4	24.4	17.2	8.1	3.2	1.8	1.8	1.3	0.6	0.6	0.3	0.06	0.3	in %

Tabelle 8: Die relativen Abstände vom erstbeobachteten Standplatz individuell markierter Feldhasen zu den in der Folge beobachteten Standplätzen. Jeder Distanzwert (D) wurde entsprechend dem mittleren gemessenen Distanzwert des betreffenden Tieres relativiert: $D-\bar{D} / \bar{D}$. Die relativen Distanzwerte von der ersten bis zur i-ten Beobachtung wurden jeweils dem Datum der i-ten Beobachtung zugeordnet und nicht dem zeitlichen Abstand zwischen der ersten und den folgenden Beobachtungen eines Individuums. Sie zeigen deshalb nicht den absoluten zeitlichen Einfluss, sondern die Dislokationstendenz und Richtung der Dislokation im untersuchten Zeitraum (2.6. - 31.7.1973) an. Das Datenmaterial umfasst insgesamt 80 Beobachtungen bzw. 8 markierte Hasen aus der Selzacherwiti.

Datum (1973)	n Beobachtungen	$\sum \frac{D-\bar{D}}{\bar{D}} \times \frac{1}{n}$	Median $D-\bar{D} / \bar{D}$	gleitender Median (je 3 Werte)
6.6.	2	0.43	0.43	
10.6.	1	-0.37	-0.37	0.03
12.6.	2	-0.45		
18.6.	2	-0.28	-0.28	-0.07
19.6.	2	-0.22		
20.6.	5	-0.31	-0.47	-0.37
22.6.	2	-0.04		
23.6.	2	-0.33	-0.08	-0.28
24.6.	2	0.28		
25.6.	5	-0.24	-0.40	-0.32
27.6.	3	-0.06	0.08	-0.13
3.7.	2	0.67	0.34	0.01
5.7.	2	0.34		
6.7.	2	-0.03	-0.03	0.13
7.7.	2	-0.09		
9.7.	2	0.24	0.34	0.22
11.7.	2	0.48		
13.7.	3	0.08	0.29	0.20
15.7.	1	0.40		
18.7.	4	-0.01	0.00	0.21
20.7.	4	-0.08	-0.10	0.06
23.7.	6	-0.06	-0.06	-0.05
25.7.	5	0.01	0.09	-0.02
27.7.	6	0.10	-0.03	0.00
29.7.	7	-0.19	-0.33	-0.09
31.7.	4	0.57	0.55	0.06

Tab. 9: Vergleich der Abstände zu Maisfeldern zwischen eindeutig subadulten und adulten Hasen. Zur statistischen Prüfung wurde ein U-Test durchgeführt. Zu diesem Zweck sind die Distanzen zu Maisfeldern nach zunehmender Grösse rangiert (R_1 = Ränge der subadulten, R_2 = Ränge der adulten Hasen).

bei subadulten Hasen gemessene stanzen zu Maisfeldern:		bei adulten Hasen gemessene Di- stanzen zu Maisfeldern:	
in Metern	R_1	in Metern	R_2
0	1.5		
0	1.5		
2	3		
5	4		
10	5		
		15	6
20	8.5		
20	8.5		
20	8.5		
20	8.5		
		30	11.5
		30	11.5
35	13.5	35	13.5
40	16.5	40	16.5
40	16.5		
40	16.5	45	19
50	20	55	21
60	23	60	23
60	23		
65	25	70	26
75	27		
80	29.5	80	29.5
80	29.5	80	29.5
85	32		
90	33.5		
90	33.5	95	35.5
		95	35.5
100	38.5	100	38.5
100	38.5	100	38.5
105	41.5	105	41.5
		110	43.5
		110	43.5
		115	46
		115	46
120	48.5	115	46
120	48.5		
125	50		
130	51	135	52
		140	53
150	54.5	150	54.5
160	57.5	160	57.5
160	57.5	160	57.5
165	60		
170	62.5	170	62.5
		170	62.5
175	65.5	170	62.5
175	65.5		
180	67.5	180	67.5
		185	69
		190	70

Tabelle 9 : (Fortsetzung)

subadulte Hasen		adulte Hasen	
m	R ₁	m	R ₂
200	71	205	72
210	73	230	74
		235	75
		240	77
		240	77
		240	77
245	79.5	245	79.5
275	82	265	81
		285	83.5
		285	83.5
		290	85.5
300	87	290	85.5
		320	88
		330	89
		355	90
		530	91
Summe	4352	1587.5	7995
n =	43		2598.5
			48

U-Test

Nach SACHS (1974; S. 235):

$$U_1 = 1422.5 \quad ; \quad U_2 = 641.5$$

$$Z = 3.1399$$

$$P < 0.005$$

Tab. 10:

Der Abstand zu Maisfeldern während der circadianen Phase hoher Aktivität in Abhängigkeit vom Alter. Als Altersstufen werden unterschieden:

A_1 = "Quarphase"; etwa 1 Monat alter Junghase. A_2 = "Halbwuchs"; etwa 2 Monate alt. A_3 = "Dreiläufer"; etwa 3 Monate alter Junghase. A_4 = praktisch ausgewachsener Junghase. Ad. = adulter Hase; wahrscheinlich mehr als einjährig. (Die Altersklassen A_1 und Ad. lassen sich im Feld manchmal nur schwer unterscheiden. Es ist möglich, dass ein schlecht konditionierter adulter Hase als Junghase angesprochen wird und umgekehrt). Z = Zufallspunkte. Bei den Junghasen wurden alle Beobachtungen des Zeitraumes 18. - 31.7.1973 ausgewertet; bei den adulten dagegen nur die zufällig ausgewählten Taxationsresultate vom 18.7.1973 (23.30 - 02.20 Uhr). E = bei zufälliger Verteilung zu erwartende Werte pro Distanzklasse.

Distanzklasse (Meter)	Z	A_1	E_{A_1}	A_2	E_{A_2}	A_3	E_{A_3}	A_4	E_{A_4}	Ad	E_{Ad}	A_4 und Ad	E ($A_4 + Ad$)
0-99	13	4	3.47	8	7.80	7	5.63	9	9.10	12	20.80	21	29.9
100-199	9	4	2.40	8	5.40	3	3.90	5	6.30	19	14.40	24	20.7
200-299	2	0	0.53	1	1.20	3	0.87	4	1.40	13	3.20	17	4.6
300-399	2	0	0.53	1	1.20	0	0.87	1	1.40	3	3.20	4	4.6
400-499	4	0	1.07	0	2.40	0	1.73	2	2.80	1	6.40	3	9.2
Total	30	8	18	18	13	13	21	48	69				

Mittelwerte der effektiv gemessenen Distanzen:

A_1 : 87 m A_2 : 109 m A_3 : 117 m A_4 : 159 m
Ad: 167 m Z: 171 m

Tab. 11: Der prozentuale Anteil der Kategorien a, b und c (Distanzen von einem individuellen Standplatz zu verschiedenen qualifizierten Standplätzen des gleichen Hasen) an der Zahl (N) der pro Distanzklasse gemessenen Verbindungsgeraden zwischen individuellen Standplätzen, zusammengefasst für 9 markierte Hasen (= n_H). Siehe auch Tab. 5 b.
a) = Distanzen zu den individuellen Standplätzen ausserhalb von Gruppen
b) = Distanzen zu individuellen Standplätzen innerhalb von Tendenzgruppen
c) = Distanzen zu individuellen Standplätzen innerhalb von Gruppen

Distanzklasse (m)	N	a (%)	b (%)	c (%)	n_H
0 - 99	2143	21.4	42.0	36.6	9
100 - 199	3206	24.1	39.5	36.4	9
200 - 299	3157	28.1	39.0	32.9	9
300 - 399	2108	24.3	36.8	38.9	9
400 - 499	992	22.6	35.2	42.2	9
500 - 599	396	27.3	33.3	39.4	8
600 - 699	203	36.5	25.1	38.4	7
700 - 799	146	39.0	26.1	34.9	3
800 - 899	117	47.9	35.0	17.1	2
900 - 999	151	39.1	50.3	10.6	2
1000 - 1099	94	37.2	45.8	17.0	2
1100 - 1199	44	38.6	56.9	4.5	1
1200 - 1299	50	46.0	40.0	14.0	1
1300 - 1399	33	18.2	63.6	18.2	1

12840 25.6 38.7 35.7

χ^2 -Test für Standplätze innerhalb von Gruppen im Bereich 800-1400 m

Dist.Klasse	beobachtet (B)	erwartet (E)	(B-E)	$(B-E)^2/E$
800-899 m	20	41.8	-21.8	11.37
900	16	53.9	-37.9	26.65
1000	16	33.6	-17.6	9.22
1100	2	15.7	-13.7	11.95
1200	7	17.9	-10.9	6.64
1300	6	11.8	-5.8	2.85
χ^2 (d.f. = 5):				68.68 (P < 0.001)

Tab. 12: Die prozentualen Häufigkeiten von Standplätzen innerhalb sozialer Gruppen (Nachbardistanz zu anderen Hasen maximal 25 m) in Abhängigkeit von den Distanzen zwischen individuellen Standplätzen. D = Nachbardistanzklasse (angegeben ist der untere Grenzwert). Das Datenmaterial umfasst alle Beobachtungen aus dem Zeitraum vom Juli bis Oktober 1974 (s. auch Tab. 6 b). Werte: prozentuale Häufigkeiten der zwischen den Standplätzen gemessenen Distanzen.

	D:	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	1100	1200	1300 m
Hase (n Beobachtungen)															
1 Gelb-Grün (27)		<u>37.6</u> **	28.8	35.5	<u>38.2</u>	27.3									
2 Blau-Rot (37)		38.5	<u>45.4</u>	30.5	<u>47.6</u>	33.3	28.6								
3 Rechtsgrün (31)		34.0	<u>43.5</u>	37.8	29.4	<u>38.5</u>	0.0*								
4 Rechtsrot (40)		27.6	<u>33.1</u>	23.4	31.7	<u>38.7</u>	33.6	31.3							
5 Gelb-Blau (38)		34.0	36.2	<u>41.1</u>	31.0	<u>36.9</u>	27.8*								
6 Rechtsweiss (45)		42.5	<u>45.1</u>	35.1	<u>46.7</u>	41.1	<u>49.1</u>	38.1							
7 Gelb-Rot (40)		<u>50.9</u>	36.5	35.3	48.2	<u>67.3</u>	<u>65.5</u>	<u>92.3</u> *							
8 Blau-Grün (36)		<u>38.0</u>	37.2	33.9	<u>41.8</u>	17.2	34.0	49.2	<u>55.4</u>	27.6	16.7*				
9 Linksrot (49)		<u>29.0</u>	24.1	25.7	27.0	<u>30.1</u>	<u>30.4</u>	26.7	15.9	13.6	10.9	<u>16.3</u>	4.5	14.0	<u>18.2</u>

*) Berechnung der Prozentwerte für zwei Klassen wegen der geringen Klassenhäufigkeit.

**) Unterstrichen sind diejenigen Werte, die zumindest qualitativ auf ein gehäuftes Vorkommen sozialer Standplätze hinweisen.

Tab. 13: Vergleich der bei Rammlern und Häsinnen beobachteten Häufigkeit von Standplätzen innerhalb sozialer Gruppen mit dem unter Annahme von zufälliger Verteilung entsprechend der Klassenhäufigkeit der Abstände zwischen allen beobachteten Standplätzen aller Individuen zu erwartenden Wert. N = Zahl aller Standplätze aller Individuen pro Distanzklasse; B = beobachtete Zahl der Standplätze innerhalb sozialer Gruppen, E = Erwartungswert zu B.

Distanzklasse (m)	Häsinnen				Rammler			
	N	B	E	$\frac{(B-E)^2}{E}$	N	B	E	$\frac{(B-E)^2}{E}$
0 - 99	838	349	341	0.19	735	256	271	0.83
100 - 199	1202	450	489	3.11	1216	477	449	1.74
200 - 299	1175	395	478	14.41	1198	409	442	2.46
300 - 399	844	385	343	5.14	873	327	322	0.08
400 - 499	382	188	155	0.21	494	195	182	0.93
500 - 599	36	55	15	**	235	94	87	0.56
					103	34	38	0.42
4477 1822				$\chi^2 = 23.07$	4854 1792			
				d.f.: 4				
				P < 0.01				

Tab. 14: Aufenthaltsdauer und Häufigkeit sozialer Kontakte an den individuellen Standorten markierter Hasen in der Selzacherwiti von Ende Juli bis anfangs Oktober 1974. S = Zahl der innerhalb sozialer Gruppen beobachteten, individuellen Standplätze (Individualdistanz zu einem oder mehreren Nachbarhasen max. 25 m). T = Zahl der innerhalb von Tendenzgruppen beobachteten Standplätze (Nachbardistanzen zwischen 26-75 m). K = Schätzwert für die Häufigkeit sozialer Kontakte: $S + T/2$. N = Zahl der beobachteten Standplätze. n = Zahl der frequentierten Felder.

Aufenthalts- zeit in Tagen	N	%	n	in % v. N	%	S	in % v. N	%	T	in % v. N	%	K	in % v. N	%
1 - 6	60	21.0	36	60.0	53.7	16	26.7	15.0	13	21.7	18.6	22.5	36.2	15.9
7 - 12	59	41.6	14	23.7	74.6	22	37.3	35.5	12	20.3	35.7	28.0	49.0	35.6
13 - 18	50	59.1	7	14.0	85.0	24	48.0	57.9	10	20.0	50.0	29.0	57.2	56.0
19 - 24	43	74.1	5	11.6	92.5	16	37.2	72.9	13	30.2	68.6	22.5	60.9	71.8
29 - 34	40	88.1	3	7.5	97.0	16	40.0	87.9	15	37.5	90.0	23.5	57.0	88.4
37 - 40	34	100.0	2	5.8	100.0	13	38.2	100.0	7	20.6	100.0	16.5	47.7	100.0
Total	286		67		107				70			142.0		

Tab. 15: Häufigkeitsverteilung der beobachteten Feldhasen in verschiedenen Zellen des Populationsraumes "Selzacherwiti" (s. auch Abb. 1b) während den einzelnen Zeitabschnitten der gesamten Beobachtungsperiode vom März 1973 bis März 1975. Q = Quotient D+E+F/Total; r = Korrelationsquotient zwischen aufeinanderfolgenden Häufigkeitsverteilungen.

Datum	A	B	C	D	E	F	Total	Q	r
21.3.1973	8	4	7	8	5	7	39	0.51	
24.3.	12	8	6	6	11	7	50	0.48	-0.11
27.3.	4.5	10	8.5	6	8	4	41	0.44	-0.15
2.4.1973	1	5	12	9	7	7	41	0.56	0.77
6.4.	4	7	27	10	5	3	56	0.32	0.76
13.4.	10	7	25	12	5	6	65	0.35	0.96
17.4.	6	13	8	2	10	9	48	0.44	-0.29
20.4.	14	13	9	12	4	5	57	0.37	-0.28
26.4.	10	6	11	4	8	3	42	0.36	0.19
18.7.1973	12.5	4.5	13	8.5	8	8.5	55	0.45	0.66
20.7.	11	5	15.5	4	14.5	6	56	0.44	0.62
23.7.	15	7	19	12	17	5	75	0.45	0.85
23.7.	14.5	8.5	19	10	18	5	75	0.44	0.98
25.7.	9	9	19	7	16	5	65	0.43	0.91
25.7.	12	5.5	8	4.5	21	9	60	0.58	0.44
27.7.	10	4.5	17	14.5	12	0	58	0.46	0.09
27.7.	5	6	15	5	19	8	58	0.55	0.38
29.7.	10	7.5	17	7.5	12	6	60	0.43	0.70
31.7.	11	8	17	4	12	6	58	0.38	0.94
7.11.1973	7	20	21	17	17	16	98	0.51	0.12
16.12.1973	8	8	10	15	6	19	66	0.61	0.07
16.1.1974	4	10	10	7	5	25	61	0.60	0.79
11.2.1974	8	6	17	13	3	14	61	0.49	0.48
18.3.1974	10	18	7	15	12	16	78	0.55	-0.28
26.3.	9	9	9	12	10	15	64	0.58	0.46
23.7.1974	13	6	21	7	4	7	58	0.31	-0.38
25.7.	5	6	19	16	6	5	57	0.47	0.60
29.7.	5	9	13	16	5	8	56	0.52	0.86
2.8.1974	11	10	16	17	11	13	78	0.53	0.87
6.8.	11	10	19	23	9	11	83	0.52	0.95
8.8.	14	6	11	20	16	13	80	0.61	0.47
12.8.	11	9	22	23.5	8	10.5	84	0.50	0.40
14.8.	13	11.5	10	17.5	10	16	78	0.56	0.31
16.8.	19	10	17	26	14	25	111	0.59	0.86
20.8.	15	9	15	26.5	15	20.5	101	0.61	0.93
28.8.	20	12	29	30	17	26	134	0.54	0.80
30.8.	14	7	23	30	21	27	122	0.64	0.87
3.9.1974	14	10	33	24	22	28	131	0.56	0.82
5.9.	9	10	38	24	18.5	26.5	126	0.55	0.97
25.11.1974	15	18	14	22	37	33	139	0.66	0.03
14.12.1974	14	13	17	24	39	27	134	0.67	0.92
16.12.1974	17	10	13	34.5	27	32.5	134	0.70	0.69
26.1.1975	11	15	12	25	19	25	107	0.64	0.90
26.3.1975	10	10	9	26	18	21	94	0.69	0.95

Tab. 16: Unterschiede in der flächenbezogenen Häufigkeitsverteilung in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Q = Quotient $D+E+F/A+B+C+D+E+F$ (s. Abb. 1).

Q	<u>August bis Mitte März</u>	<u>Ende März bis Ende Juli</u>
	Vegetation bzw. Deckung reduziert bis spärlich	Vegetation bzw. Deckung zunehmend bis reichhaltig
0.508–0.700	19	6
0.310–0.507	2	17

Vierfelder-Test: Q bei zufälliger Verteilung = 0.508

$$\chi^2 = 18.55$$

d.f. 1

$$P(\chi^2) = 0.9999$$

Tab. 17: Die flächenbezogene Häufigkeitsverteilung der vom 19. - 27.3.1973 in der Selzacherwiti beobachteten Feldhasen. Das Untersuchungsgebiet wurde in Quadrate von 100 x 100 Meter unterteilt und die pro Quadrat während 4 Taxationen protokollierte Anzahl Hasen-Standplätze summiert.

Werte in den einzelnen Quadraten (Zeilen liegen räumlich in SW-NE-Richtung):

2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	3	1	0	1	0	2	0	1	3	0	1	
0	1	0	4	1	2	2	3	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	2	3	2	0	0	0	
0	0	0	1	2	6	2	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	3	0	0	0	0	
0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	3	1	1	2	2
0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0	
0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	
1	3	0	0	0	2	4	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	5	7	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	4	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	2	0	0	

Anzahl protokollierter Hasen-Standplätze: $N_H = 150$

Anzahl Einheitsflächen (100x100 m): $N_F = 240$

Berechnung des Ballungsindex nach IWAÖ (1972) wie in Tab. 19:

$i = 2$ (Einheitsfläche 200x200 m): $p_2 = 1.664$

$i = 3$ (Einheitsfläche 300x300 m): $p_3 = 0.997$

$i = 4$ (Einheitsfläche 400x400 m): $p_4 = 1.242$

$i = 5$ (Einheitsfläche 500x500 m): $p_5 = 0.510$

$i = 6$ (Einheitsfläche 600x600 m): $p_6 = 1.030$

Bei den Teilflächen $i_{3,4}$ und 6 kommt die Verteilung einer Zufallsverteilung nahe.

Bei $i = 2$ lässt sich die Grösse einer ersten Aggregations-Kategorie erkennen. Diese Kategorie hat die Tendenz zu geklumpfter Verteilung.

Eine zweite Aggregationskategorie mit Tendenz zu regelmässiger Verteilung erscheint bei einer Einheitsfläche von 500x500 m.

Tab. 18: Die flächenbezogene Häufigkeitsverteilung der vom 2.4. - 26.4.1973 in der Selzacherwiti beobachteten Feldhasen. Das Untersuchungsgebiet wurde in Quadrate von 100 x 100 Meter unterteilt und die pro Quadrat während 6 Taxationen protokollierte Anzahl Hasen-Standplätze summiert.

Werte in den einzelnen Quadraten (Zeilen liegen räumlich in SW-NE-Richtung):

1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	2	0	1	2	1	2	0	0
4	0	0	3	4	0	0	3	1	0	1	0	2	2	0	2	2	0	1	1	0	3	3	2
2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0	2	0	1	0	2	0	1	2	6
0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2	2	1	1	1
2	0	0	0	2	2	4	2	1	1	0	1	0	2	0	3	1	0	1	4	8	1	3	3
2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	3	2	2	1	1
5	3	4	3	4	0	3	1	3	2	2	4	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1
2	0	2	1	2	1	0	1	2	3	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0
0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	1	0	1	5	2	0	0	1	3	1
0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0

Anzahl protokollierte Hasen-Standplätze: $N_H = 236$

Anzahl Einheitsflächen (100x100 m): $N_F = 240$

Berechnung des Ballungsindex nach IWA0 (1972) wie in Tab.:

$i = 2$ (Einheitsfläche 200x200 m): $p_2 = 1.304$

$i = 3$ (Einheitsfläche 300x300 m): $p_3 = 1.037$

$i = 4$ (Einheitsfläche 400x400 m): $p_4 = 0.953$

$i = 5$ (Einheitsfläche 500x500 m): $p_5 = 0.880$

$i = 6$ (Einheitsfläche 600x600 m): $p_6 = 1.169$

Bei den Teilflächen $i_{3,4}$ und 6 kommt die Verteilung einer Zufallsverteilung sehr nahe.

Bei $i = 2$ lässt sich die Grösse einer ersten Aggregations-Kategorie erkennen. Diese Kategorie hat die Tendenz zu geklumpfter Verteilung.

Eine zweite Aggregationskategorie mit Tendenz zu regelmässiger Verteilung erscheint bei einer Einheitsfläche von 500x500 m.

Tab. 19: Die Häufigkeitsverteilung der vom 18. - 31. Juli beobachteten Feldhasen bezogen auf den Raum der Selzacherwiti. Das untersuchte Gebiet wurde in Quadrate von 100 x 100 m unterteilt und die pro Quadrat während 13 Taxationen protokollierte Anzahl Hasen summiert.

Werte in den einzelnen Quadraten (Zeilen liegen räumlich in SW-NE-Richtung):

0	1	19	0	1	0	0	0	0	14	9	2	0	0	0	0	5	23	17	0	} i=3	} i=4
0	2	2	2	0	0	0	0	2	6	13	4	0	0	0	0	0	1	2	0		
0	5	0	6	11	0	1	0	2	8	11	9	0	0	0	0	0	0	7	4		
0	1	2	0	2	0	1	0	9	0	0	1	0	1	0	0	8	1	1	2		
0	12	5	0	12	1	3	0	14	0	0	0	0	3	0	2	15	0	0	1	} i=6	} i=2
3	13	12	3	5	1	1	0	1	4	1	6	0	0	0	0	0	3	0	0		
3	14	2	1	5	0	1	1	3	2	7	19	2	2	0	0	0	3	8	0		
6	4	2	0	1	0	0	2	2	8	0	3	2	2	0	0	1	1	2	0		
13	4	3	0	0	0	0	0	0	9	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	} i=1	} i=2
0	2	22	5	5	12	1	7	0	3	0	1	0	0	0	0	4	0	1			
0	0	3	3	17	7	7	5	0	0	0	4	0	0	7	1	0	11	1	2		
0	0	0	4	10	2	1	0	2	4	0	1	2	1	0	2	0	7	1	1		

Anzahl protokollierte Hasen-Standplätze: $N_H = 652$

Anzahl Einheitsflächen (100x100 m): $N_F = 240$

Aus der obenstehenden Tabelle wurde für schrittweise zusammengefasste Flächeneinheiten N_F der von IWAO (1972; in MUEHLENBERG, 1976) vorgeschlagene Ballungsindex p errechnet:

$$p = \frac{m_{ci} - m_{ci-1}}{\bar{x}_i - \bar{x}_{i-1}} \quad ; \quad \text{wobei} \quad m_c = \bar{x} + \frac{s^2}{\bar{x}} - 1$$

$i = 2$ (Einheitsfläche 200x200 m): $p_2 = 1.285$

$i = 3$ (Einheitsfläche 300x300 m): $p_3 = 1.256$

$i = 4$ (Einheitsfläche 400x400 m): $p_4 = 1.311$

$i = 5$ (Einheitsfläche 500x500 m): $p_5 = 0.812$

$i = 6$ (Einheitsfläche 600x600 m): $p_6 = 1.038$

Die Grösse der Aggregation liegt im Bereich der Einheitsfläche 5, deren p -Wert im übrigen eine Tendenz zu regelmässiger Verteilung der Aggregationen anzeigt.

Tab. 20: Die flächenbezogene Häufigkeitsverteilung der vom 18.6. - 5.7.1973 im südlich der Selzacherwiti an die Aare grenzenden Aarefeld (s. Abb. 1) beobachteten Feldhasen. Das Untersuchungsgebiet wurde in Quadrate von 100 x 100 Meter unterteilt und die pro Quadrat während 7 Taxationen protokollierte Anzahl Hasenstandplätze summiert.

 Werte in den einzelnen Quadraten (Zeilen liegen räumlich in W-E-Richtung):

0	3	1	1	0	0	0	0	0
2	1	4	1	0	1	0	0	3
2	9	3	5	3	0	0	0	14
0	2	0	4	4	0	0	0	1
0	4	6	0	0	0	0	0	0
0	0	2	3	0	0	0	3	1
0	0	1	3	4	1	0	6	9
0	0	0	6	0	1	2	2	3
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	2	5	1	5	3	0
0	0	0	4	3	0	0	0	0

Anzahl protokollierte Hasen-Standplätze: $N_H = 146$

Anzahl Einheitsflächen (100x100 m): $N_F = 99$

Berechnung des Ballungsindexes nach IWAO (1972) wie in Tab.:

$i = 2$ (Einheitsfläche 200x200 m): $p_2 = 1.632$

$i = 3$ (Einheitsfläche 300x300 m): $p_3 = 0.953$

$i = 4$ (Einheitsfläche 400x400 m): $p_4 = 0.630$

Durchschnittliche Aggregationsgrösse etwa ~~400x400~~ 700 m. Bei $i = 4$ ergibt sich ein Hinweis auf regelmässige Verteilung.

Tab. 21: Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen beobachteten Hasen-Standplätzen zu verschiedenen Jahreszeiten in der Selzacherwiti. Zur Ermittlung der Abstände innerhalb der Standplatzverteilungsmuster dienten alle Gruppen als Messpunkte. Von diesen wurden die kürzesten Distanzen zu allen anderen während einer Taxation protokollierten Standplätzen gemessen und die Werte den entsprechenden Distanzklassen (D) zugeordnet. D ist nachfolgend in 100 m angegeben, und zwar für die untere Grenze der jeweiligen Klassen (z.B. 1 = 100 bis 199 m). N = je Taxation gezählte Feldhasen. Z = zufällig verteilte Punkte; B = beobachtete Werte; E = bei Zufallsverteilung erwartete Werte; Q = (B-E)/E. M = Mittelpunkte der Wegnetzfelder.

	D	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total	N
Z	37	116	187	219	257	321	304	303	327	291		2362	100
M	0	33	26	40	56	139	73	62	56	83		568	36

Datum:

11.11.1972	B	44	31	29	37	50	54	57	55	92	81	530	145
	E	8	26	42	49	58	72	68	68	73	65		
	Q	4.5	0.2	-0.3	-0.2	-0.1	-0.3	-0.2	-0.2	0.2	2.5		
25.11.1974	B	55	30	39	44	52	66	94	80	81	56	597	152
	E	9	29	47	55	65	81	77	77	83	74		
	Q	5.1	0.0	-0.2	-0.2	-0.2	-0.2	0.2	0.0	-0.0	-0.2		
22.12.1972	B	40	14	27	36	33	45	71	54	71	65	456	66
	E	7	22	36	42	50	62	59	59	63	56		
	Q	4.7	-0.4	-0.3	-0.1	-0.3	-0.3	0.2	-0.1	0.1	0.2		
9. 1.1973	B	42	19	10	20	26	68	24	32	51	50	342	54
	E	5	17	27	32	37	47	44	44	47	42		
	Q	7.4	0.1	-0.6	-0.6	-0.3	0.4	-0.5	-0.3	0.1	0.2		
26. 1.1975	B	26	92	99	159	179	201	232	200	234	206	1628	101
	E	26	80	129	151	177	221	210	209	225	200		
	Q	0.0	0.2	-0.2	0.1	0.0	-0.1	0.1	-0.0	0.0	0.0		
11. 2.1973	B	38	23	24	23	30	17	36	72	36	54	353	56
	E	6	17	28	33	38	48	45	45	49	44		
	Q	5.3	0.4	-0.1	-0.3	-0.2	-0.6	-0.2	0.6	-0.3	0.2		
19. 3.1973	B	22	16	12	15	14	32	49	32	20	23	235	46
	E	4	12	19	22	26	32	30	30	33	29		
	Q	4.5	0.3	-0.4	-0.3	-0.5	0.0	0.6	0.1	-0.4	-0.2		
20. 4.1973	B	30	5	22	29	27	25	29	32	19	27	245	58
	E	4	12	19	23	27	33	32	31	34	30		
	Q	6.5	-0.6	0.2	0.3	0.0	-0.2	-0.1	0.0	-0.4	-0.1		
18. 7.1973	B	63	80	101	195	141	165	224	224	224	190	1607	57
	E	25	79	127	149	175	218	207	206	223	198		
	Q	1.5	0.0	-0.2	0.3	-0.2	-0.2	0.1	0.1	0.0	-0.0		

Total	B	360	310	363	558	552	673	816	781	828	752	5993	735
	E	94	294	474	556	652	814	771	769	830	738		
	Q	2.8	0.1	-0.2	0.0	-0.2	-0.2	0.1	0.0	-0.0	0.0		
M	Q	-1.0	0.2	-0.4	-0.2	-0.1	0.8	-0.0	4.7	-0.3	0.2		

Anmerkung: Bei N wurden auch Doppelzählungen einbezogen.

Tab. 22: Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen beobachteten Feldhasen-
Standplätzen bei Taxations-Serien im März, April und Juli 1973. Er-
läuterungen siehe Tab. 21.

	D	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total	N
<u>März 1973</u>													
19.3.	B	22	16	12	15	14	32	49	32	20	23	235	46
	E	4	12	19	22	26	32	30	30	33	29		
	Q	4.5	0.3	-0.4	-0.3	-0.5	0.0	0.6	0.1	-0.4	-0.2		
21.3.	B	13	1	9	8	8	13	18	11	13	8	102	40
	E	2	5	8	9	11	14	13	13	14	13		
	Q	5.5	-0.8	0.1	-0.1	-0.4	-0.1	0.4	-0.2	-0.1	-0.4		
24.3.	B	24	9	15	13	14	30	37	16	18	24	200	55
	E	3	10	16	19	22	27	26	26	28	25		
	Q	7.0	-0.1	-0.1	-0.3	-0.4	0.1	0.4	-0.4	-0.4	-0.0		
27.3.	B	23	4	17	36	19	22	20	29	20	10	200	44
	E	3	10	16	19	22	27	26	26	28	25		
	Q	6.7	-0.6	0.1	0.9	-0.1	-0.2	-0.2	0.1	-0.3	-0.6		
Total	B	82	30	53	72	55	97	124	88	71	65	737	185
	E	12	36	58	68	80	100	95	95	102	91		
	Q	5.8	-0.2	-0.1	0.1	-0.3	-0.0	0.3	-0.1	-0.3	-0.3		
<u>April 1973</u>													
6.4.	B	29	12	40	35	28	25	23	22	21	14	249	62
	E	4	12	20	23	27	34	32	32	34	31		
	Q	6.3	0.0	1.0	0.5	0.0	-0.3	-0.3	-0.3	-0.4	-0.5		
13.4.	B	25	7	17	22	37	39	38	33	20	29	267	69
	E	4	13	21	25	29	36	34	34	37	33		
	Q	5.3	-0.5	-0.2	-0.1	0.3	0.1	0.1	-0.0	-0.5	-0.1		
17.4.	B	13	5	13	15	13	12	18	17	8	16	130	49
	E	2	6	10	12	14	18	17	17	18	16		
	Q	5.5	-0.2	0.3	0.3	-0.1	-0.3	0.1	0.0	-0.6	0.0		
20.4.	B	30	5	22	29	27	25	29	32	19	27	245	58
	E	4	12	19	23	27	33	32	31	34	30		
	Q	6.5	-0.6	0.2	0.3	0.0	-0.2	-0.1	0.0	-0.4	-0.1		
Total	B	97	29	92	101	105	101	108	104	68	86	891	238
	E	14	44	71	83	97	121	115	114	123	110		
	Q	5.9	-0.3	0.3	0.2	0.1	-0.2	-0.1	-0.1	-0.4	-0.2		

Tabelle 22 : (Fortsetzung)

	D	O	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total	N
<u>Juli 1973</u>													
18.7.	B	31	21	54	47	36	74	62	102	93	79	599	33
(20.15-	E	9	29	47	56	65	81	77	77	83	74		
23.20 Uhr)	Q	2.4	-0.3	0.1	-0.2	-0.4	-0.1	-0.2	0.3	0.1	0.1		
18.7.	B	63	80	101	195	141	165	224	224	224	190	1607	57
(23.30-	E	25	79	127	149	175	218	207	206	223	198		
02.20 Uhr)	Q	1.5	0.0	-0.2	0.3	-0.2	-0.2	0.1	0.1	0.0	-0.0		
20.7.	B	140	86	188	260	249	323	306	282	251	409	2494	58
(21.50-	E	39	123	197	231	271	339	321	320	345	307		
01.00 Uhr)	Q	2.6	-0.3	-0.0	0.1	-0.1	-0.0	-0.0	-0.1	-0.3	0.3		
23.7.	B	132	152	273	286	318	381	399	369	425	418	3153	77
(21.20-	E	49	155	250	292	343	429	406	405	437	389		
00.50 Uhr)	Q	1.7	-0.0	0.1	-0.0	-0.1	-0.1	-0.0	-0.1	-0.0	0.1		
Total	B	366	339	616	788	744	943	991	977	993	1096	7853	225
	E	123	386	622	728	854	1067	1011	1007	1087	967		
	Q	2.0	-0.1	-0.0	0.1	-0.1	-0.1	-0.0	-0.0	-0.1	0.1		

Tab. 23: Prüfung der Verteilungsmuster der zu verschiedenen Monaten und Jahreszeiten in der Selzacherwiti beobachteten Feldhasen auf Zufälligkeit.

Mit Hilfe der linearen Regression wurde der generelle Zusammenhang zwischen den absoluten Häufigkeiten der pro Distanzklasse ermittelten beobachteten Standplatz-Abstände (B) und derjenigen zufällig im Raum verteilter Punkte (Z), bzw. derjenigen der Mittelpunkte (M) der Wegnetz-Felder in der Selzacherwiti geprüft. Schätzwerte für die Stärke der Zusammenhänge ergeben sich aus den Korrelationskoeffizienten $r_{Z,B}$ bzw. $r_{M,B}$.

Falls einzelne der beobachteten Verteilungsmuster generell mit demjenigen zufällig verteilter Punkte korreliert sind, so ist dennoch denkbar, dass in diesen Fällen die pro Distanzklasse beobachteten Häufigkeiten von den bei zufälliger Verteilung zu erwartenden Werten signifikant abweichen. Dies wurde mit einem χ^2 -Anpassungstest geprüft.

Alle statistischen Tests beschränkten sich auf den Vergleich der Distanzklassenwerte zwischen 100 und 999 m. Auf dem Niveau $P \leq 0.01$ signifikante r- (7 Freiheitsgrade) bzw. χ^2 - Schätzwerte (8 Freiheitsgrade) sind dick unterstrichen; auf dem Niveau $P \leq 0.05$ einfach unterstrichen. Definition der saisonalen Zeitabschnitte V_1 - V_5 und V_{1-5} : siehe Tab. 24; Rohdaten siehe Tab. 21 und 22.

Datum/Saison	$r_{Z,B}$	$r_{M,B}$	χ^2
11.11.1972	<u>0.773</u>	0.404	<u>26.674</u>
25.11.1974	<u>0.858</u>	0.454	<u>17.270</u>
22.12.1972	<u>0.867</u>	0.426	<u>21.784</u>
26. 1.1975	<u>0.948</u>	<u>0.859</u>	<u>14.267</u>
9. 1.1973	<u>0.712</u>	<u>0.591</u>	<u>42.320</u>
11. 2.1973	0.420	0.012	<u>51.146</u>
19. 3.1973	0.591	0.558	<u>30.205</u>
21. 3.1973	<u>0.810</u>	0.481	<u>8.564</u>
24. 3.1973	0.664	0.713	<u>17.411</u>
27. 3.1973	0.385	0.068	<u>33.225</u>
6. 4.1973	-0.093	-0.256	<u>48.630</u>
13. 4.1973	<u>0.769</u>	0.708	<u>15.144</u>
17. 4.1973	0.479	0.225	<u>9.503</u>
20. 4.1973	0.661	0.329	<u>15.293</u>
18. 7.1973 I	<u>0.810</u>	0.424	<u>30.821</u>
18. 7.1973 II	<u>0.832</u>	0.341	<u>42.325</u>
20. 7.1973	<u>0.805</u>	0.668	<u>82.437</u>
23. 7.1973	<u>0.965</u>	0.592	<u>15.302</u>
V_1	<u>0.934</u>	0.530	<u>57.800</u>
V_2	<u>0.825</u>	0.683	<u>41.440</u>
V_3	0.747	0.585	<u>35.787</u>
V_4	0.591	0.359	<u>50.327</u>
V_5	<u>0.941</u>	0.596	<u>65.932</u>
V_{1-5}	<u>0.962</u>	0.560	<u>49.312</u>

Tab. 24: Saisonale Unterschiede in der Verteilungsmuster-Charakteristik. Das Datenmaterial stammt aus je Saison zufällig ausgewählten Taxationen in der Selzacherwiti im Zeitraum von November 1972 bis Januar 1975. Die saisonalen Zeitabschnitte wurden wie folgt abgegrenzt:

- V₁: "Wintermonate": geringes Deckungsangebot im Feld; beschränktes Nahrungsangebot. Taxationsdaten: 11.11.1972, 25.11.1974, 22.12.72, 26.1.1975 (wenig Rammelaktivität).
- V₂: "Frühjahr": geringes Deckungsangebot im Feld; beschränktes Nahrungsangebot. Beginn der Fortpflanzungsaktivität (hohe Rammelaktivität). Taxationsdaten: 9.1.1973 (hohe Rammelaktivität), 11.2.1973, 19.3.1973.
- V₃: Monat März: geringes Deckungsangebot im Feld; Zunahme des Nahrungsangebotes (Jungsaat). Hohe Rammelaktivität. Taxationsdaten: 19.3.73, 21.3.1973, 24.3.1973, 27.3.1973.
- V₄: Monat April: wachsende Deckungen im Feld; verbreitetes reiches Nahrungsangebot (z.T. hochwüchsige Jungsaat, Gras und Klee). Taxationsdaten: 6.4.1973, 13.4.1973, 17.4.1973, 20.4.1973.
- V₅: Monat Juli: grosses und verbreitetes Deckungs- und Nahrungsangebot; starke Raumgliederung durch hochwüchsige Vegetation und abgeerntete Felder. Taxationsdaten: 18.7.1973, (20.15-23.20 Uhr), 18.7.1973 (23.30-02.20 Uhr), 20.7.1973, 23.7.1973.
- V₁₋₅: "balancierter"Querschnitt: pro Saison wurden je 2 Taxationsresultate ausgewählt und die Werte je Distanzklasse summiert. Jede Saison ist somit etwa gleich berücksichtigt wie alle andern; das Resultat wird als "balancierter Querschnitt" bezeichnet und dürfte für das "durchschnittliche" Verteilungsmuster eines Jahres charakteristisch sein.

Als Vergleichsbasis dienten Verteilungsmuster, die bestimmte theoretische Modellfälle beinhalten. So wurden unter Berücksichtigung der Häufigkeitsverteilungen der Dislokationsdistanzen von Individuen (Tab. 5 c und d) Verteilungsmuster gezeichnet, die zu erwarten wären, wenn der mittlere kurz- bzw. langfristige individuelle Aktionsradius als verteilungsmusterbestimmender Faktor wirkt. Mögliche Modellannahmen ergeben sich aus dem Text S. 49:

Radiusmodelle RM = 325 m, RM = 425 m,
RM = 450 m, RM = 650 m,
RM = 850 m.

Tab. 24: B = Häufigkeit der Distanzen zwischen beobachteten Standplätzen.
E = bei Annahme von zufälliger Verteilung zu erwartende Häufigkeit
(entsprechend den Z-Werten in Tab. 21).

$\ln Q$ = natürlicher Logarithmus aus dem Quotient B/E.

D = Nachbardistanzen zwischen Standplätzen bzw. Punkten im Verteilungsmuster.

	D	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Saison/ Modell											
v_1	B	165	167	194	276	314	366	454	389	478	408
	E	50	158	254	298	249	436	413	412	445	396
	Q	3:30	1.06	0.76	0.93	1.26	0.84	1.10	0.94	1.07	1.03
	$\ln Q$	1.19	0.06	-0.27	-0.08	0.23	-0.18	0.10	-0.06	0.07	0.03
v_2	B	102	58	46	58	70	117	109	136	107	127
	E	15	46	74	86	101	126	120	119	129	115
	Q	6.80	1.26	0.62	0.67	0.69	0.93	0.91	1.14	0.83	1.10
	$\ln Q$	1.92	0.23	-0.48	-0.39	-0.37	-0.07	-0.90	0.13	-0.19	0.10
v_3	B	82	30	53	72	55	97	124	88	71	65
	E	12	36	58	68	80	100	95	95	102	91
	Q	6.80	0.83	0.91	1.06	0.69	0.97	1.31	0.93	0.70	0.71
	$\ln Q$	1.92	-0.18	-0.09	0.06	-0.38	-0.03	0.27	-0.08	-0.36	-0.34
v_4	B	97	29	92	101	105	101	108	104	68	86
	E	14	44	71	83	97	121	115	114	123	110
	Q	6.93	0.66	1.30	1.22	1.08	0.84	0.94	0.91	0.55	0.78
	$\ln Q$	1.94	-0.42	0.26	0.20	0.08	-0.18	-0.06	-0.09	-0.59	-0.25
v_5	B	366	339	616	788	744	943	991	977	993	1096
	E	123	386	622	728	854	1067	1011	1007	1087	967
	Q	2.98	0.88	0.99	1.08	0.87	0.88	0.98	0.97	0.91	1.13
	$\ln Q$	1.09	-0.13	-0.01	0.08	-0.14	-0.12	-0.02	-0.03	-0.09	0.13
v_{1-5}	B	388	461	661	865	891	1077	1239	1162	1272	1195
	E	144	452	729	854	1002	1252	1186	1182	1276	1135
	Q	2.69	1.02	0.91	1.01	0.89	0.86	1.05	0.98	1.00	1.05
	$\ln Q$	0.99	0.02	-0.10	0.01	-0.12	-0.15	0.04	-0.02	0.00	0.05
RM-325 m:	$\ln Q$	0.38	-0.16	-0.11	0.12	-0.13	-0.07	0.15	-0.03	-0.02	0.03
RM-425 m:	$\ln Q$	0.59	-0.35	-0.31	0.04	0.03	-0.07	0.08	-0.05	-0.03	0.18
RM-450 m:	$\ln Q$	0.75	-0.14	-0.27	-0.09	0.09	-0.07	0.13	-0.22	-0.06	0.22
RM-650 m:	$\ln Q$	0.93	0.03	-0.20	-0.08	-0.06	-0.10	0.29	0.08	-0.17	-0.13
RM-850 m:	$\ln Q$	1.46	0.25	-0.28	-0.40	-0.46	-0.54	-0.22	0.12	0.38	0.20

Tab. 25: Vergleich der spezifischen saisonalen Verteilungsmuster der in der Selzacherwiti beobachteten Feldhasen (V_1 - V_5 ; V_{1-5}) mit theoretischen Verteilungsmustern, die auf der Annahme verschiedener Aktionsradius-Modelle (RM-325, RM-425, RM-450, RM-650 und RM-850) basieren. Erläuterungen zur Abgrenzung der saisonalen Zeitabschnitte und zur Definition der Aktionsradius-Modelle: siehe Tab. 24.

Die Zusammenhänge zwischen den je Saison beobachteten Verteilungsmustern und den einzelnen Aktionsradius-Modellen wurden mit Hilfe der linearen Regression geschätzt. Verglichen wurden die Werte $\ln Q$ (siehe Tab. 24) im Bereich von 200-899 m ($n = 7$ Distanzklassen; d.f. = 5). In der untenstehenden Korrelationsmatrix sind die Schätzwerte durch die Korrelationskoeffizienten r_{RM} angegeben.

Auf dem Niveau $P \leq 0.05$ signifikante r -Werte sind unterstrichen.

Saison	r_{RM-325}	r_{RM-425}	r_{RM-450}	r_{RM-650}	r_{RM-850}
V_1	0.1402	<u>0.7549</u>	<u>0.8072</u>	0.4033	0.1693
V_2	-0.4899	-0.1819	-0.5418	-0.4185	0.2815
V_3	0.7442	0.1722	0.0917	0.6534	-0.2965
V_4	-0.0096	-0.2594	-0.1905	0.0273	-0.6847
V_5	0.6636	-0.0259	-0.3371	0.1537	0.0040
V_{1-5}	<u>0.8442</u>	0.4825	0.1795	0.5330	0.5495

Korrelationen unter den verschiedenen Aktionsradius-Modellen:

RM:	325	425	450	650
425	0.5951			
450	0.3465	<u>0.7883</u>		
650	0.6227	0.5949	0.5143	
850	0.2755	-0.0090	-0.2312	0.0083

Tab. 26: Prüfung der in verschiedenen Taxationen je Saison beobachteten Feldhasen-Verteilungsmuster hinsichtlich der zentralen Tendenz der für die einzelnen Distanzklassen ermittelten Häufigkeiten der Abstände zwischen den Hasen-Standplätzen.

Für den verteilungsunabhängigen Vergleich innerhalb der saisonalen Taxationsserien diente die zweifache Rangvarianzanalyse nach FRIEDMAN (SACHS 1974). Die Ränge wurden nach den $\ln Q$ -Werten in Tab. 24 bestimmt: der negativste Wert erhielt den tiefsten Rang, der positivste den höchsten.

D = Nachbardistanzen zwischen den beobachteten Standplätzen

V_1 - V_5 , V_{1-5} : siehe Erläuterungen in Tab. 24.

Der statistische Test beschränkte sich auf den Distanzbereich (D) zwischen 200 und 899 m.

H_0 = Nullhypothese kann nicht verworfen werden.

$H_{\square}$ = signifikante Abweichung von der Nullhypothese.

Saison	R^2_i	(n/k)	D:	2	3	4	5	6	7	8
V_1	14.23	$n = 4$ $k = 7$		1	3	6	2	5	4	7
				4	1.5	1.5	3	7	6	5
				3	4	1	2	7	5	6
			$H_{\square}: P < 0.01$	1	6	4	2	7	3	5
				9	14.5	12.5	9	26	18	23
V_2	7.00	$n = 3$ $k = 7$		1	6	4	2	7	3	5
				6	2	4	1	5	7	3
			H_0	3	4	1	5	7	6	2
				10	12	9	8	19	16	10
V_3	9.83	$n = 4$ $k = 7$		3	4	1	5	7	6	2
				6	5	1	3.5	7	2	3.5
				5	4	2	6	7	1	3
			H_0	5	7	4	3	2	6	1
				19	20	8	17.5	23	15	9.5
V_4	12.64	$n = 4$ $k = 7$		7	6	5	4	3	2	1
				2	3	7	5	6	4	1
				7	6	3	2	5	4	1
			$H_{\square}: P < 0.05$	6	7	4	2	3	5	1
				22	22	19	13	17	15	4
V_5	7.06	$n = 4$ $k = 7$		6	3	1	4	2	7	5
				2	7	3	1	5.5	5.5	4
				5	7	3	5	5	2	1
			H_0	7	5.5	3	1	5.5	2	4
				20	22.5	10	11	18	16.5	14

Tabelle 26 : (Fortsetzung)

Saison	R^2_1	(n/k)	D:	2	3	4	5	6	7	8
V_{1-5}	21.39	n = 12 k = 7		1	3	6	2	5	4	7
				4	1.5	1.5	3	7	6	5
				3	4	1	2	7	5	6
$H_{10} : P < 0.01$				1	6	4	2	7	3	5
				1	6	4	2	7	3	5
				6	2	4	1	5	7	3
				6	5	1	3.5	7	2	3.5
				5	4	2	6	7	1	3
				7	6	3	2	5	4	1
				6	7	4	2	3	5	1
				2	7	3	1	5.5	5.5	4
				7	5.5	3	1	5.5	2	4
				49	57	36.5	27.5	71	47.5	47.5

Legende zu Tab. 27

Gesamtzahl der beobachteten Hasen und der gruppierten Hasen sowie die entsprechende Durchschnittsdichte bzw. Gruppengröße auf verschiedenen Vegetationstypen und Wuchshöheklassen aus 13 Taxationen im Juli 1973.

Tab. 27

[illegible]

Tab. 28: Vergleich zwischen beobachteter und erwarteter Anzahl Hasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit in der Selzacherwiti im Juli 1973. B = beobachtete Häufigkeit. E = erwartete Häufigkeit. ZI₂ = Zeitintervall (angegeben ist die Uhrzeit zu Beginn des Intervalls). $\chi^2 = (B-E)^2/E$.

ZI	30-Minuten-Intervalle			relative Abweichungen bei Intervallen von:	
	B	E	χ^2	60 Minuten (B-E/E)	bzw. 90 Minuten (B-E/E)
19.15	2	18.50	16.50	-0.656	-0.546
19.45	7	7.66	0.06		
20.15	20	37.76	8.35	-0.264	0.110
20.45	30	30.18	0.00		
21.15	18	24.88	1.90	0.182	0.117
21.45	40	24.21	10.30		
22.15	46	43.84	0.11	0.100	0.131
22.45	50	43.42	0.99		
23.15	50	43.46	0.98	0.283	-0.013
23.45	70	51.10	7.90		
00.15	69	60.51	1.19	0.020	0.103
00.45	53	59.13	0.63		
01.15	52	55.24	0.19	0.054	-0.620
01.45	62	52.90	1.57		
02.15	33	42.85	2.26	0.013	0.103
02.45	44	33.19	3.52		
03.15	45	40.64	0.47	-0.008	-0.620
03.45	21	25.88	0.92		
04.15	8	9.49	0.23	-0.463	-0.620
04.45	5	14.71	6.41		
05.15	0	10.09	10.09		
Total	725	728.64	74.57		

19.15-05.30 Uhr: $\hat{\chi}^2 = 74.57$; d.f. 20. $P < 0.001$

20.15-04.15 Uhr: $\hat{\chi}^2 = 41.30$; d.f. 15. $P < 0.001$

Korrelation der Abweichungen bei den 60-Minuten-Intervallen mit ZI:

$y = -0.0346 + 0.3596x - 0.722x^2$; $R^2 = 0.8224$; $\hat{F} = 34.476$. $P < 0.01$

Tab. 29 a-e: Vergleich der Häufigkeiten der auf verschiedenen Vegetationstypen beobachteten Feldhasen mit den bei zufälliger zeitlicher Verteilung zu erwartenden Häufigkeiten in Abhängigkeit von der Nachtzeit. F = Flächenangebot pro Zeitintervall. Sichtbehinderungsgrad: s. Definition in Abb. 3. H_o = beobachtete Hasenzahl; H_e = erwartete Hasenzahl; H_e = erwartete Hasenzahl (siehe durchschnittliche Dichtewerte für die einzelnen Vegetationstypen in Tab. 27). Wi = Wiese, Kl = Klee, JS = Jungsaat. Beobachtungsperiode vom Juli 1973.

Tab. 29 a: Die Frequenzierung des Standortes "Wiese" in Abhängigkeit von der Nachtzeit und der Wuchshöhe (Sichtbehinderungsgrad).

Sichtbehinderungsgrad:		0.0 - 0.4				0.5 - 0.8				0.9 - 3.0			
		F _{Wl}	H _B	H _E	H _B -H _E	F _{Wl}	H _B	H _E	H _B -H _E	F _{Wl}	H _B	H _E	H _B -H _E
Zeitintervall (Uhrzeit)													
19.30 - 19.59	250	0	1.68	-1.68	421	0	1.87	-1.87	984	0	0.43	-0.43	
20.00 - 20.29	223	0	1.50	-1.50	1106	2	4.91	-2.91	1411	1	0.62	0.38	
20.30 - 20.59	280	3	1.88	1.12	750	1	3.33	-2.33	1797	1	0.79	0.21	
21.00 - 21.29	385	3	2.58	0.42	787	4	3.49	0.51	1088	0	0.48	-0.48	
21.30 - 21.59	161	0	1.08	-1.08	691	5	3.07	1.93	1850	0	0.81	-0.81	
22.00 - 22.29	700	5	4.70	0.30	1509	10	6.70	3.30	2901	2	1.27	0.73	
22.30 - 22.59	474	6	3.18	2.82	1398	5	6.20	-1.20	1682	3	0.74	2.26	
23.00 - 23.29	719	3	4.83	-1.83	2194	7	9.74	-2.74	2843	1	1.25	-0.25	
23.30 - 23.59	581	7	3.90	3.10	1999	16	8.87	7.13	2783	4	1.22	2.78	
00.00 - 00.29	1136	15	7.63	7.37	1991	8	8.83	-0.83	3624	1	1.59	-0.59	
00.30 - 00.59	716	5	4.81	0.19	2020	6	8.96	-2.96	4071	1	1.79	-0.79	
01.00 - 01.29	1149	3	7.71	-4.71	2430	9	10.78	-1.78	4050	3	1.78	1.22	
01.30 - 01.59	816	7	5.48	1.52	1689	7	7.49	-0.49	2621	1	1.15	-0.15	
02.00 - 02.29	1197	6	8.03	-2.03	2283	9	10.13	-1.13	2205	0	0.97	-0.97	
02.30 - 02.59	366	2	2.46	-0.46	1224	4	5.43	-1.43	1909	0	0.84	-0.84	
03.00 - 03.29	745	3	5.00	-2.00	1436	11	6.37	4.63	1608	0	0.71	-0.71	
03.30 - 03.59	873	6	5.86	0.14	1509	9	6.70	2.30	920	0	0.40	-0.40	
04.00 - 04.29	163	0	1.09	-1.09	545	0	2.42	-2.42	866	0	0.38	-0.38	
04.30 - 04.59	372	2	2.50	-0.50	584	5	2.59	2.41	1089	0	0.48	-0.48	
05.00 - 05.29	16	0	0.11	-0.11	477	2	2.12	-2.12	672	0	0.30	-0.30	

Tab. 29 b: Die Frequentierung des Standortes "Wiese mit Klee und Jungsart" in Abhängigkeit von der Nachtzeit und der Wuchshöhe (Sichtbehinderungsgrad).

Sichtbehinderungsgrad:	0.0 - 0.4					0.5 - 0.8					0.9 - 3.0				
	F _{Wl} /Kl	H _B	H _E	H _B -H _E	F _{Wl} /Kl	H _B	H _E	H _B -H _E	F _{Wl} /Kl	H _B	H _E	H _B -H _E	F _{Wl} /Kl	H _B	H _E
Zeitintervall (Uhrzeit)															
19.15 - 19.59	77	0	0.67	-0.67	697	1	5.97	-4.97	865	0	0.78	-0.78			
20.00 - 20.44	240	6	2.09	3.91	746	2	6.39	-4.39	948	1	0.86	0.14			
20.45 - 21.29	290	4	2.52	1.48	925	12	7.92	4.08	1651	0	1.50	-1.50			
21.30 - 22.14	194	9	1.69	7.31	636	8	5.45	2.55	859	1	0.78	0.22			
22.15 - 22.59	430	5	3.74	1.26	1633	18	13.99	4.01	2588	1	2.35	-1.35			
23.00 - 23.44	419	3	3.64	-0.64	1274	11	10.91	0.09	1957	1	1.77	-0.77			
23.45 - 00.29	635	2	5.52	-3.52	1892	20	16.20	3.80	2659	1	2.41	-1.41			
00.30 - 01.14	1219	6	10.60	-3.40	1177	8	10.08	-2.08	2507	3	2.27	0.73			
01.15 - 01.59	617	0	5.36	-5.36	1734	12	14.85	-2.85	2516	2	2.28	-0.28			
02.00 - 02.44	477	5	4.15	0.85	1386	8	11.87	-3.87	1282	6	1.16	4.84			
02.45 - 03.29	222	0	1.93	-1.93	930	12	7.97	4.03	1885	3	1.71	1.29			
03.30 - 04.14	336	5	2.92	2.08	672	6	5.76	0.24	783	0	0.71	-0.71			
04.15 - 04.59	81	1	0.70	0.30	361	3	3.09	-0.09	225	0	0.20	-0.20			
05.00 - 05.30	54	0	0.47	-0.47	65	0	0.56	-0.56	241	0	0.22	-0.22			

Tab. 29 c: Die Frequentierung des Standortes "Kleeefeld" in Abhängigkeit von der Nachtzeit und der Wuchshöhe (Sichtbehinderungsgrad).

Sichtbehinderungsgrad: Zeitintervall (Uhrzeit)	0.0 - 0.4			0.5 - 0.8			0.9 - 3.0			
	F _{Kl}	H _B	H _E	F _{Kl}	H _B	H _E	F _{Kl}	H _B	H _E	H _B -H _E
19.30 - 19.59	23	0	0.21	26	0	0.25	207	0	0.29	-0.29
20.00 - 20.29	91	6	0.81	136	0	1.32	0		0.00	
20.30 - 20.59	0		0.00	112	2	1.09	182	0	0.26	-0.26
21.00 - 21.29	23	0	0.21	123	2	1.19	0		0.00	
21.30 - 21.59	0		0.00	51	1	0.50	111	0	0.16	-0.16
22.00 - 22.29	0		0.00	156	3	1.51	142	0	0.20	-0.20
22.30 - 22.59	13	0	0.12	106	4	1.03	83	0	0.12	-0.12
23.00 - 23.29	79	1	0.71	201	1	1.95	442	0	0.62	-0.62
23.30 - 23.59	71	0	0.63	304	1	2.95	124	0	0.17	-0.17
00.00 - 00.29	40	0	0.36	237	4	2.30	334	0	0.47	-0.47
00.30 - 00.59	247	0	2.21	83	1	0.81	280	2	0.39	1.61
01.00 - 01.29	258	1	2.31	198	0	1.92	300	1	0.42	0.58
01.30 - 01.59	0		0.00	210	1	2.04	106	0	0.15	-0.15
02.00 - 02.29	127	2	1.14	173	1	1.68	183	1	0.26	0.74
02.30 - 02.59	0		0.00	158	2	1.53	0		0.00	
03.00 - 03.29	116	0	1.04	93	1	0.90	270	0	0.38	-0.38
03.30 - 03.59	71	0	0.63	65	0	0.63	112	0	0.16	-0.16
04.00 - 04.29	0		0.00	0		0.00	0		0.00	
04.30 - 04.59	71	1	0.63	40	0	0.39	62	0	0.09	-0.09
05.00 - 05.30	0		0.00	0		0.00	0		0.00	

Tab. 29 d: Die Frequenzierung verschiedener Wuchshöhen in Abhängigkeit von der Nachtzeit. Erfasst sind alle Felder mit Wiese, Klee und Jungsaat, Aecker, Stoppelfelder sowie alle Felder der übrigen Kulturen, deren Wuchshöhe mit einem Sichtbehinderungsgrad unter 2.2 geschätzt wurde.

Sichtbehinderungsgrad: 0.0 - 0.4					0.5 - 0.8				0.9 - 2.2			
Zeitintervall (Uhrzeit)	F	H _B	H _E	H _B -H _E	F	H _B	H _E	H _B -H _E	F	H _B	H _E	H _B -H _E
19.30 - 19.59	1039	1	8.58	-7.58	979	1	5.76	-4.76	1489	0	1.11	-1.11
20.00 - 20.29	1469	7	12.13	-5.13	1413	3	8.32	-5.32	1610	2	1.21	0.79
20.30 - 20.59	2038	14	16.83	-2.83	1664	5	9.79	-4.79	2774	1	2.08	-1.08
21.00 - 21.29	1849	13	15.27	-2.27	1493	13	8.79	4.21	1253	0	0.94	-0.94
21.30 - 21.59	1172	24	9.68	14.32	1038	9	6.11	2.89	1886	0	1.41	-1.41
22.00 - 22.29	1616	10	13.34	-3.34	2615	21	15.39	5.61	3430	4	2.57	1.43
22.30 - 22.59	3776	40	31.18	8.82	2214	15	13.03	1.97	2071	3	1.55	1.45
23.00 - 23.29	2481	20	20.48	-0.48	3001	17	17.66	-0.66	3219	1	2.41	-1.41
23.30 - 23.59	3107	39	25.65	13.35	3063	25	18.03	6.97	3226	6	2.41	3.59
00.00 - 00.29	4162	50	34.36	15.64	3286	22	19.34	2.66	4594	1	3.44	-2.44
00.30 - 00.59	4674	36	38.59	-2.59	2852	14	16.79	-2.79	4554	3	3.41	-0.41
01.00 - 01.29	3647	22	30.11	-8.11	3170	14	18.66	-2.66	4183	4	3.13	0.87
01.30 - 01.59	4729	42	39.04	2.96	3028	14	17.82	-3.82	3249	3	2.43	0.57
02.00 - 02.29	3386	25	27.96	-2.96	3163	12	18.62	-6.62	2618	5	1.96	3.04
02.30 - 02.59	2416	17	19.95	-2.95	1852	13	10.90	2.10	1779	1	1.33	-0.33
03.00 - 03.29	3662	28	30.23	-2.23	2244	20	13.21	6.79	2318	2	1.74	0.26
03.30 - 03.59	2778	26	22.94	3.06	2049	10	12.06	-2.06	1716	0	1.28	-1.28
04.00 - 04.29	520	2	4.29	-2.29	723	7	4.26	2.74	811	0	0.61	-0.61
04.30 - 04.59	871	5	7.19	-2.19	899	6	5.29	0.71	830	0	0.62	-0.62
05.00 - 04.30	1599	0	13.20	-13.20	542	2	3.19	-1.19	485	0	0.36	-0.36
n= 20	50991	421			41288	243			48095	36		

Tab. 29 e: Die Frequentierung von Stoppelfeldern in Abhängigkeit von der Nachtzeit

Sichtbehinderungsgrad: Zeitintervall (Uhrzeit)	O.O - 0.4				O.O - 0.4				O.O - 0.4			
	Stoppelfelder ohne JS				Stoppelfelder mit JS				alle Stoppelfelder			
	F	H _B	H _E	H _B -H _E	F	H _B	H _E	H _B -H _E	F	H _B	H _E	H _B -H _E
19.30 - 19.59	612	1	5.52	- 4.52					612	1	5.90	- 4.90
20.00 - 20.29	729	1	6.57	- 5.57	355	0	4.17	- 4.17	1084	1	10.45	- 9.45
20.30 - 20.59	1319	9	11.89	- 2.89	167	1	1.96	- 0.96	1486	10	14.32	- 4.32
21.00 - 21.29	797	7	7.18	- 0.18	248	2	2.92	- 0.92	1045	9	10.07	- 1.07
21.30 - 21.59	869	15	7.83	7.17					869	15	8.37	6.63
22.00 - 22.29	940	5	8.47	- 3.47					940	5	9.06	- 4.06
22.30 - 22.59	1395	23	12.57	10.43	1171	6	13.77	- 7.77	2566	29	24.73	4.27
23.00 - 23.29	873	9	7.87	1.13	427	2	5.02	- 3.02	1300	11	12.53	- 1.53
23.30 - 23.59	1568	25	14.12	10.88	522	7	6.14	0.86	2090	32	20.14	11.86
00.00 - 00.29	1972	26	17.78	8.22	414	7	4.87	2.13	2386	33	22.99	10.01
00.30 - 00.59	1822	14	16.42	- 2.42	743	12	8.74	3.26	2565	26	24.72	1.28
01.00 - 01.29	1563	16	14.09	1.91					1563	16	15.06	0.94
01.30 - 01.59	2048	16	18.46	- 2.46	1078	18	12.68	5.32	3126	34	30.13	3.87
02.00 - 02.29	1607	14	14.49	- 0.49					1607	14	15.49	- 1.49
02.30 - 02.59	1204	8	10.85	- 2.85	337	7	3.96	3.04	1541	15	14.85	0.15
03.00 - 03.29	1938	18	17.47	0.53	644	6	7.57	- 1.57	2582	24	24.88	- 0.88
03.30 - 03.59	812	3	7.32	- 4.32	496	12	5.83	6.17	1308	15	12.61	2.39
04.00 - 04.29	313	2	2.82	- 0.82					313	2	3.02	- 1.02
04.30 - 04.59	428	2	3.86	- 1.86					428	2	4.12	- 2.12
05.00 - 05.29	932	0	8.40	- 8.40	371	2	4.36	- 2.36	1303	2	12.56	-10.56
	23741	214			6973	82			30714	296		

Tab. 30:

Korrigierte Abweichungen der Beobachtungshäufigkeit auf bestimmten Vegetationstypen von den Erwartungswerten in Abhängigkeit von der Nachtzeit. Aus den in Tab. 28 zusammengestellten Werten wurde der generelle Trend (s. Abb. 29) eliminiert. In dieser Tabelle sind die korrigierten Werte folgender Vegetationsklassen aufgeführt: A_1 = Abweichungen gemäß Trend in Abb. 29. Diese Werte wurden von jenen der berücksichtigten Vegetationsklassen (Tab. 28) subtrahiert. A = alle Vegetationstypen der Sichtbehinderungsklasse 0.0-0.4. A_2 = Stoppelfelder. A_3 = Wiesen mit Sichtbehinderungsgrad 0.0-0.4. A_4 = Wiesen mit Sichtbehinderungsgrad 0.5-0.8. A_5 = Wiesen mit Kleeanteil (Sichtbehinderungsgrad 0.5-0.8). A_6 = Klee- oder Jungsattfelder mit Sichtbehinderungsgrad 0.5-0.8. Zeit = Uhrzeit zu Beginn eines 30-Minuten-Intervalls.

Zeit	A_T	A_1	A_2	A_3	$\frac{A_2+A_3}{2}$	A_4	A_5	A_6	$\frac{A_4+A_5+A_6}{3}$
19.30	-0.551	-0.33	-0.28	-0.45	-0.37	-0.45	0.50	-0.45	-0.13
20.00	-0.397	-0.03	-0.51	-0.60	-0.56	-0.20	-0.34	1.82	0.43
20.30	-0.235	0.07	-0.30	0.83	0.27	-0.46		1.07	0.09
21.00	-0.141	-0.01	0.03	0.30	0.17	0.29	0.67	0.57	0.51
21.30	-0.039	1.52	0.83	-0.96	-0.07	1.67	0.48	1.04	0.73
22.00	0.045	-0.30	-0.49	0.02	-0.24	0.45		0.94	0.62
22.30	0.113	0.17	0.06	0.77	0.42	-0.31	0.19	2.37	0.74
23.00	0.163	-0.19	-0.29	-0.54	-0.42	-0.44	-0.17	-0.41	-0.22
23.30	0.196	0.32	0.39	0.60	0.50	0.61		-0.92	-0.16
00.00	0.211	0.24	0.22	0.75	0.49	-0.30	0.01	0.29	0.00
00.30	0.210	-0.28	-0.16	-0.17	-0.17	-0.54	-0.41	-0.88	-0.61
01.00	0.191	-0.46	-0.13	-0.80	-0.47	-0.36		-0.95	-0.57
01.30	0.154	-0.08	-0.03	0.12	0.05	-0.22	-0.36	-0.66	-0.41
02.00	0.101	-0.21	-0.20	-0.35	-0.28	-0.21	-0.42	-0.04	-0.22
02.30	0.030	-0.18	-0.02	-0.22	-0.12	-0.29		0.28	-0.14
03.00	-0.058	-0.02	0.02	-0.34	-0.16	0.78	0.55	-0.43	0.30
03.30	-0.164	0.30	0.35	0.19	0.27	0.51		-0.84	-0.03
04.00	-0.286	-0.25	-0.05	-0.71	-0.38	-0.71	0.23		-0.24
04.30	-0.427	0.12	-0.09	0.23	0.07	1.35	0.36	0.41	0.71
05.00	-0.584	-0.42	-0.26	-0.42	-0.34	-0.42			-0.03

Tab. 31:

Die Beobachtungshäufigkeit verschiedener Verhaltensmuster bzw. -elemente in Abhängigkeit von der Nachtzeit
 N = Gesamtzahl der je Stunde beobachteten Hasen. S = soziale Interaktionen, F = Flucht des Hasen, sobald er vom Schweinwerferlicht erfasst wird. K = Komfortverhalten. L = lokomotorisches Verhalten. F = Fressen.
 U = Elemente der Unsicherheit und der Feindvermeidung. Das Beobachtungsmaterial stammt aus der Taxations-
 serie vom 2. Juli 1973. Definition der Elemente siehe Tab. 1a. B = Beobachtungshäufigkeit; E = Erwartungswert.
 $\chi^2 = (B-E)/E$. Die unterstrichenen B -Werte sind grösser als die E -Werte.

Uhrzeit	N	Kom. B_K	Flucht B_F	soziale Inter- aktionen B_S	E_S	χ^2_S	Lokomotion B_L	E_L	χ^2_L	Fressen B_F	E_F	χ^2_F	Unsicherheit B_U	E_U	χ^2_U
19.15-19.59	8	0	1	0	0.73		2	4.49		1	2.28		2	2.74	
20.00-20.59	33	0	1	1	3.02		12	18.53	2.30	13	9.40	1.38	3	11.29	6.09
21.00-21.59	52	0	1	8	4.77	2.19	32	29.19	0.27	19	14.81	1.19	12	17.79	1.88
22.00-22.59	61	0	1	9	5.59	2.08	39	34.24	0.66	15	17.37	0.32	12	20.87	3.77
23.00-23.59	76	0	1	14	6.97	7.09	43	42.66	0.00	22	21.64	0.01	39	26.00	6.50
00.00-00.59	105	0	2	4	9.62	3.28	59	58.94	0.00	25	29.90	0.80	49	35.92	4.76
01.00-01.59	104	1	1	4	9.63	3.29	60	58.38	0.04	36	29.62	1.37	33	35.57	0.19
02.00-02.59	72	4	1	5	6.60	0.39	45	40.42	0.52	16	20.50	0.99	26	24.63	0.08
03.00-03.59	70	0	1	6	6.42	0.03	36	39.30	0.28	20	19.93	0.00	22	23.94	0.16
04.00-04.59	25	0	0	5	2.29		13	14.03	0.08	6	7.12	0.18	8	8.55	0.04
05.00-05.30	5	0	0	0	0.46		2	2.81		1	1.42		3	1.71	
Total	611	5	10	56	$\hat{\chi}^2_S$ (d.f.6) = 18.35		343	$\hat{\chi}^2_L$ (d.f.8) = 4.15		174	$\hat{\chi}^2_N$ (d.f.8) = 6.24		209	$\hat{\chi}^2_U$ (d.f.8) = 23.47	
				$P < 0.01$			$P > 0.05$			$P > 0.05$			$P < 0.01$		

Tab. 32 a: Vergleich zwischen der beobachteten (B) und der bei Zufallsmässigkeit zu erwartenden Zahl einzelner Hasen (H) und gruppierter Hasen (G).

Zeitintervall (Uhrzeit)	erwartete Zahl Einzel- hasen (E _H)	beobachtete Zahl Einzel- hasen (B _H)	beobachtete Zahl gruppiert- e Hasen (B _G)	Abweichung vom Erwartungswert B _H - E _H	B _G - E _G	relative Abweichung $\frac{B_H - E_H}{E_H}$	$\frac{B_G - E_G}{E_G}$	x ²
19.15 - 19.44	18.50	2	0	- 16.50	- 5.04	- 0.89	- 1.00	7.04
19.45 - 20.44	45.42	27	10	- 18.42	- 9.03	- 0.41	- 0.47	4.28
20.45 - 21.44	55.06	48	15	2.94	- 8.76	0.07	- 0.37	3.23
21.45 - 22.44	68.05	86	33	17.95	4.39	0.26	0.15	0.67
22.45 - 23.44	86.88	100	45	13.12	7.46	0.15	0.20	1.48
23.45 - 00.44	110.61	139	68	28.39	22.22	0.26	0.49	10.78
00.45 - 01.44	114.37	105	33	- 9.37	- 14.00	- 0.08	- 0.30	4.17
01.45 - 02.44	95.75	95	36	- 0.75	- 4.06	- 0.01	- 0.10	0.41
02.45 - 03.44	73.83	89	37	15.17	6.01	0.21	0.19	1.17
03.45 - 04.44	35.37	29	20	- 6.37	5.54	- 0.18	0.38	2.12
04.45 - 05.44	24.80	5	2	- 19.80	- 8.52	- 0.80	- 0.81	6.90

x² (d.f.=10) 42.25
P < 0.001

Tab. 32 b:

- Legende: E_{GP} = prozentualer Anteil der Anzahl gruppierter Hasen an der Gesamtzahl der Hasen pro Zeitintervall, errechnet aus den Erwartungswerten für die Rechengrößen in Tab. 32 a.
- B_{GP} = prozentualer Anteil der Anzahl gruppierter Hasen an der Gesamtzahl der Hasen pro Zeitintervall, errechnet aus den Beobachtungswerten für die Rechengrößen in Tab. 32 a.

Zeitintervall (Uhrzeit)	E_{GP}	B_{GP}	$ B_{GP} - 40\% $
19.15 - 19.44	38.10	0.00	40.00
19.45 - 20.44	41.90	37.04	2.96
20.45 - 21.44	43.15	31.25	8.75
21.45 - 22.44	42.04	38.37	1.63
22.45 - 23.44	43.21	45.00	5.00
23.45 - 00.44	41.39	48.92	8.92
00.45 - 01.44	41.09	31.43	8.57
01.45 - 02.44	41.84	37.89	2.11
02.45 - 03.44	41.20	41.57	1.57
03.45 - 04.44	40.88	68.97	28.97
04.45 - 05.44	42.42	40.00	0.00

Tab. 33:

Korrigierte Abweichungen der Beobachtungshäufigkeit gruppierter Hasen von den Erwartungswerten in Abhängigkeit von der Nachtzeit. Durch Eliminierung des generellen Trend (s. Abb. 30; Tab. 30) resultiert die Variable S_1 aus S = relative Abweichungen der beobachteten Häufigkeit sozial gruppierter Hasen (Individualdistanzen zwischen 0-25 m) von den Erwartungswerten pro 30-Minuten-Intervall. N = Gesamtzahl der pro Zeitintervall beobachteten Hasen. B_G = beobachtete Häufigkeit gruppierter Hasen; E_G = erwartete Häufigkeit gruppierter Hasen. $S_2 = (B_G/N - 0.4155) / 0.4155$ = relativierte absolute Abweichung vom durchschnittlichen Gruppierungsanteil 0.4155 (= 41,55 % von N). Beobachtungsperiode Juli 1973. Zeit = Uhrzeit zu Beginn eines 30-Minuten-Intervalls.

Zeit	N	B_G	E_G	S	S_1	S_2
19.30	2	0	6.265	-1.000	-0.45	1.00
20.00	13	8	10.092	-0.207	0.19	0.48
20.30	20	2	12.266	-0.837	-0.60	0.76
21.00	28	13	11.385	0.142	0.28	0.12
21.30	33	13	6.950	0.879	0.92	0.05
22.00	36	12	12.538	-0.043	-0.09	0.20
22.30	58	31	22.847	0.357	0.24	0.29
23.00	39	11	18.530	-0.406	-0.57	0.32
23.30	73	38	20.380	0.865	0.67	0.25
00.00	74	33	22.715	0.453	0.24	0.07
00.30	56	23	24.738	-0.070	-0.28	0.01
01.00	43	10	21.181	-0.528	-0.72	0.44
01.30	62	29	39.275	-0.262	-0.42	0.13
02.00	47	17	19.266	-0.118	-0.22	0.13
02.30	31	11	12.895	-0.147	-0.18	0.15
03.00	49	14	19.887	-0.296	-0.24	0.31
03.30	36	21	15.073	0.393	0.56	0.40
04.00	10	8	3.451	1.318	1.60	0.93
04.30	10	5	4.702	0.063	0.49	0.20
05.00	4	2	7.456	-0.732	-0.15	0.20
05.30	0	0	0.831	-1.000	-0.15	0.20
Total	724	301				

Tab. 34: Die Häufigkeit beobachteter sozialer Interaktionen auf verschiedenen Vegetationstypen. SI= Häufigkeit sozialer Interaktionen (s.a. Tab. I a). SB= Sichtbehinderungs-Klasse (Abb. 3). B= Beobachtungshäufigkeit. E= Erwartungswert aufgrund des Standplatzangebotes (Felderzahl N) je Vegetationstyp. N= Anzahl frequentierter Felder. Juli 1973, 19.30-05.00 Uhr.

Kultur	SB	N	B _{SI}	E _{SI}	$\frac{B - E}{E}$	$\frac{(B - E)^2}{E}$
Wiese	0.0-0.4	153	14	11.97	0.170	0.057
	0.5-0.8	36	3	2.82	0.064	
	0.9-2.2	16	0	1.25	-1.000	
Wiese mit Kleeanteil	0.0-0.4	32	2	2.50	-0.200	0.700
	0.5-2.2	17	0	1.33	-1.000	
Klee-und Jungsaa-Felder	0.0-0.4	46	4	3.60	0.111	
	0.5-1.6	13	0	1.00	-1.000	
Acker	0.0-0.3	3	0	0.23	-1.000	
Stoppelfelder	0.0-0.5	245	19	19.17	-0.009	0.078
niedergedrücktes Getreide	0.0-0.5	11	0	0.86	-1.000	
Rüben	2.0-3.0	5	0	0.39	-1.000	
Mais	3.0	1	0	0.08	-1.000	
Total		575	45			$\hat{\chi}^2 = 0.835$
			= 7.83 %			d.f. 2
						P > 0.30

Tab. 35: Die Beobachtungshäufigkeit von Feldhasen auf Wegen in Abhängigkeit von der Nachtzeit im Juli 1973. N = Gesamtzahl der je Zeitintervall beobachteten Hasen. B_W = Zahl der auf Wegen beobachteten Hasen. E_W = Zahl der im Verhältnis zu N durchschnittlich auf Wegen zu erwartenden Hasen. Zeit = Uhrzeit zu Beginn eines Intervalls.

Zeit	N	B_W	E_W	$B_W - E_W$	$\frac{B_W - E_W}{E_W}$	$\frac{(B_W - E_W)^2}{E_W}$
19.15	8	3	0.34	2.66	7.82	
20.00	33	3	1.40	1.60	1.14	
21.00	52	3	2.21	0.79	0.36	8.367
22.00	62	5	2.63	2.37	0.90	-----
23.00	76	1	3.23	-2.23	-0.69	
00.00	105	4	4.46	-0.46	-0.10	0.001
01.00	104	4	4.42	-0.42	-0.10	-----
02.00	72	2	3.06	-1.06	-0.35	
03.00	70	1	2.97	-0.40	-0.13	0.343
04.00	25	0	1.06	-1.06	-1.00	
05.00	5	0	0.21	-0.21	-1.00	

Total 612 26

$\hat{\chi}^2 = 8.711$

d.f. 2

$P < 0.05$

Iterationstest (SACHS 1974): $n_1 = 4 (+)$

$n_2 = 6 (-)$ $P < 0.05$

Tab. 36 a: Vergleich der Klassenhäufigkeiten der in bestimmten Abständen zu einem mit gruppierten Feldhasen besetzten Feld ebenfalls Gruppen aufweisenden Felder mit den aufgrund der je Distanzklasse vorhandenen potentiellen Gruppenstandort-Feldern zu erwartenden Häufigkeiten. Als potentielle Gruppenstandort-Felder wurden all jene Felder berücksichtigt, bei denen die vegetationsbedingte Sichtbehinderung auf weniger als 2.2 (s.a. Abb. 3) geschätzt wurde. B = beobachtete Häufigkeiten; E = erwartete Häufigkeiten. Die E-Werte wurden auf ganze Zahlen gerundet.

Distanz- klasse (m)	B	E	B-E	$(B-E)^2$	$(B-E)^2 / E$
0 - 99	17	10	7	49	4.900
100 - 199	40	37	3	9	0.243
200 - 299	37	59	-22	484	8.203
300 - 399	57	66	- 9	81	1.227
400 - 499	51	80	-29	841	10.512
500 - 599	111	106	5	25	0.236
600 - 699	116	100	16	256	2.560
700 - 799	85	58	27	729	12.569
Summe	514			2474	40.450

$$n = 8 ; d.f. 7$$

$$\chi^2 = 40.45$$

$$P < 0.001$$

Tab. 36 b:

Vergleich der Klassenhäufigkeiten der in bestimmten Abständen zu einem mit gruppierten Feldhasen besetzten Feld ebenfalls Gruppen aufweisenden Feldern mit den aufgrund der je Distanzklasse vorhandenen potentiellen Gruppenstandort-Feldern zu erwartenden Häufigkeiten. Gemessen wurden die kürzesten Distanzen von jedem "gruppenpositiven" Feld zu allen anderen "gruppenpositiven" und potentiell als Gruppenstandorte in Frage kommenden Feldern im Umkreis von max. 800 m während den Beobachtungen vom 18.-31. Juli 1973. Da Gruppen auf Feldern mit einem vegetationsbedingten Sichtbehinderungsgrad zwischen 0-2.2 (s.a. Abb. 3) beobachtet werden konnten, wurden alle Felder dieser Kategorie als potentielle Gruppenstandorte berücksichtigt. Distanzklassen = klassierte kürzeste Abstände zwischen den Feldern in m. B = beobachtete Häufigkeiten; E = erwartete Häufigkeiten. N = Anzahl möglicher Gruppenstandort-Felder.

$$\chi^2 = (B-E)^2/E. \text{ Bei den Distanzklassen ist die untere Begrenzung angegeben.}$$

Distanz- klasse (m)	Randstunden I (19.30-22.29 Uhr)				zentrale Stunden (22.30-01.29 Uhr)				Randstunden II (01.30-05.30 Uhr)				alle Randstunden			
	N	B	E	χ^2	N	B	E	χ^2	N	B	E	χ^2	N	B	E	χ^2
0	16	2	1.56	0.43	42	8	5.40	1.25	24	7	2.69	0.15	40	9	4.32	0.76
100	40	6	3.91		148	19	19.04	0.00	121	15	13.57	0.15	161	21	17.37	0.76
200	72	5	7.03	0.59	241	20	31.00	3.90	183	12	20.52	3.54	255	17	27.51	4.02
300	87	8	8.49	0.03	286	32	36.78	0.62	186	17	20.86	0.71	273	25	29.45	0.67
400	103	7	10.06	0.93	344	27	44.24	6.72	227	17	25.45	2.81	330	24	25.60	3.78
500	126	17	12.30	1.80	458	63	58.91	0.28	311	31	34.87	0.43	437	48	47.15	0.02
600	128	13	12.50	0.02	414	61	53.25	1.13	301	42	33.75	2.02	429	55	46.28	1.64
700	63	4	6.15	0.75	244	50	31.38	11.05	181	31	20.29	5.65	244	35	26.32	2.86
Total	635	62		$\hat{\chi}^2 = 4.55$ d.f. 6 P > 0.50	2177	280		$\hat{\chi}^2 = 24.95$ d.f. 7 P < 0.01	1534	172		$\hat{\chi}^2 = 15.31$ d.f. 6 P < 0.05	2169	234		$\hat{\chi}^2 = 13.75$ d.f. 6 P < 0.05

Tab. 37: Rangierung der Abweichungen in der Häufigkeit "gruppenpositiver" Felder von den bei zufälliger Verteilung in verschiedenen Nachbardistanz-Klassen zu einzelnen "gruppenpositiven" Feldern zu erwartenden Zahl an "gruppenpositiven" Feldern. Als "gruppenpositiv" werden jene Felder bezeichnet, auf denen Gruppen beobachtet wurden. Aufgrund der Rangverteilung in 3 verschiedenen nächtlichen Zeitabschnitten wurde eine zweifache Rangvarianzanalyse nach FRIEDMAN (SACHS 1974) berechnet, um die genannten Zeitabschnitte hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz zu prüfen. Die Distanzklassen (D) sind mit der unteren Begrenzung in Metern angegeben. Die Zahlen innerhalb der Matrix bedeuten Ränge, wobei den stärksten negativen Abweichungen der tiefste Rang zukommt.

D:	0	100	200	300	400	500	600	700	
Nachtzeit									
<u>Randstunden I</u>	6	8	3	4	2	7	5	1	
19.30-22.29 Uhr									
<u>zentrale Stunden</u>	8	5	1	3	2	4	6	7	
22.30-01.29 Uhr									
<u>Randstunden II</u>	7	4	2	3	1	5	6	8	
01.30-05.30 Uhr									
Rangsumme	21	17	6	10	5	16	17	16	108 ===

$$k = 8$$

$$n = 3$$

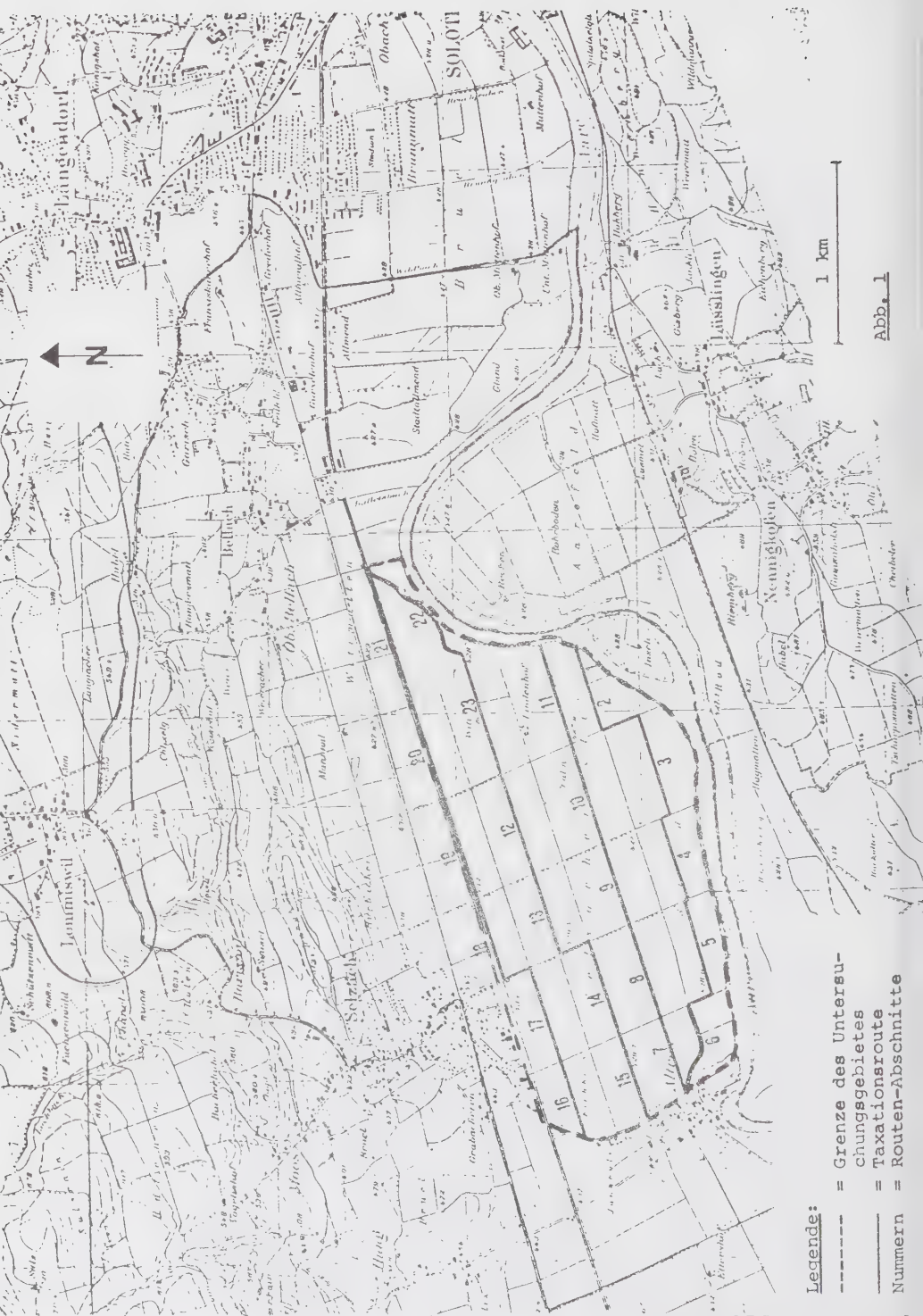
$$R^2 = 1692$$

$$\hat{\chi}_{R,B}^2 = 13.00$$

$$P < 0.05$$

Tab. 38: Die Beobachtungshäufigkeit subadulter Feldhasen in Abhängigkeit von der Nachtzeit in der Beobachtungsperiode vom 18.-31. Juli 1973. N = Gesamtzahl der pro Zeitintervall beobachteten Hasen. B = Zahl der beobachteten Junghasen. E = Zahl der entsprechend N erwarteten Junghasen. $\chi^2 = (B-E)^2/E$. Zeit = Uhrzeit zu Beginn eines Zeitintervalls.

Zeit	alle Beobachtungen			Nicht-Gruppierete			tendenz- und sozial Gruppierete			sozial Gruppierete		
	N	B	E	χ^2	N	B	E	χ^2	N	B	E	χ^2
19.30	38	1	3.61		24	1	1.76		14	0	0.97	
21.00	63	5	5.98	0.16	18	4	1.32		45	1	3.11	
22.00	99	12	9.40	0.72	24	3	1.24	0.39	75	6	5.18	2.84
23.00	119	2	11.30	7.66	47	0	3.44		72	2	4.98	
00.00	142	14	13.49	0.02	49	6	3.59	-----	93	4	6.43	-----
01.00	118	9	11.21	0.44	48	2	3.51		70	5	4.84	
02.00	81	11	7.69	1.42	39	2	2.86	0.50	42	6	2.90	4.40
03.00	93	14	8.83	3.02	29	1	2.12		64	8	4.42	
04.00 (-05.15)	26	6	2.47		9	2	0.66		17	2	1.17	
Total	779	74	$\hat{\chi}^2 = 13.44$ d.f. 6 P < 0.05		287	21	$\hat{\chi}^2 = 0.89$ d.f. 1 P > 0.70		492	34	$\hat{\chi}^2 = 7.24$ d.f. 1 P < 0.01	
									288	19	$\hat{\chi}^2 = 5.34$ d.f. 1 P < 0.05	



Legende:

- = Grenze des Untersuchungsgebietes
- = Taxationaroute
- Nummern = Routen-Abschnitte



Abbildung 2:



Abbildung 3 : Schätzung der durch die Wuchshöhe der Vegetation bedingten Sichtbehinderung bei der Beobachtung von Feldhasen.

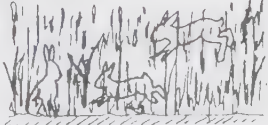
Schätzwert	Kriterien	Skizze
0	Alle Hasen sind sichtbar. Bei duckenden Hasen ist mindestens die obere Hälfte der Silhouette sichtbar. (duckende Hasen haben die kleinste Silhouette)	3 - 2 - 1 - 0 - 
0.1 - 0.9	Duckende Hasen sind unsichtbar. Ruhende Hasen sind nur teilweise sichtbar. Alle fressenden, hockenden und sich bewegenden Hasen sind sichtbar.	3 - 2 - 1 - 0 - 
1	Duckende und ruhende Hasen sind unsichtbar. Fressende Hasen sind z.T. schlecht, alle anderen jedoch gut sichtbar.	3 - 2 - 1 - 0 - 
1.1 - 1.9	Duckende und ruhende Hasen sind unsichtbar, fressende nur z.T. sichtbar. Hockende Hasen sind zum Teil schlecht, sich bewegende Hasen gut sichtbar.	3 - 2 - 1 - 0 - 
2	Duckende, fressende und z.T. hockende Hasen sind unsichtbar. Langsame Fortbewegung ist schlecht, schnelle Fortbewegung gut sichtbar.	3 - 2 - 1 - 0 - 
2.1 - 2.9	Duckende, fressende, hockende und z.T. langsam sich fortbewegende Hasen sind unsichtbar. Schnelle Bewegungen sind teilweise schlecht, hohe Sprünge gut sichtbar.	3 - 2 - 1 - 0 - 
3	Alle Hasen sind unsichtbar. Hohe Sprünge sind in Ausnahmefällen sichtbar. Bei Vegetation mit rel. lockerer Struktur sind Hasenbeobachtungen auf kurze Beobachtungsdistanz möglich.	3 - 2 - 1 - 0 - 

Abbildung 4:

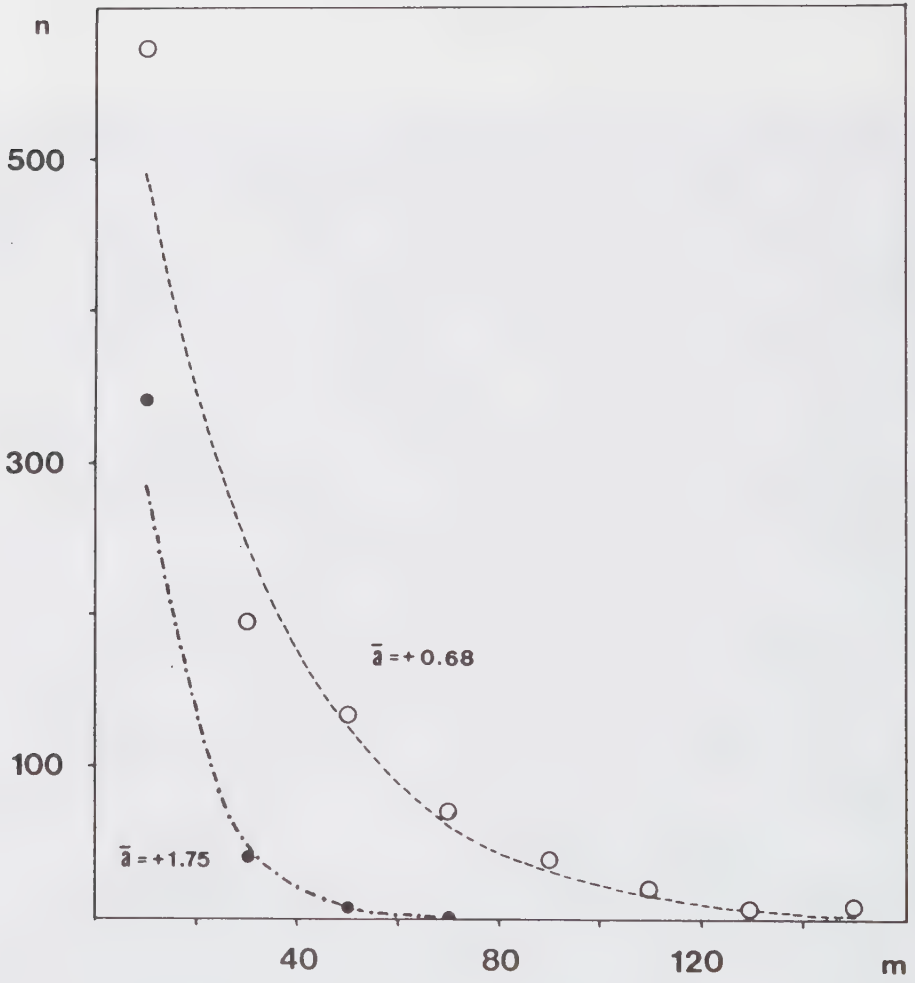


Abbildung 5:

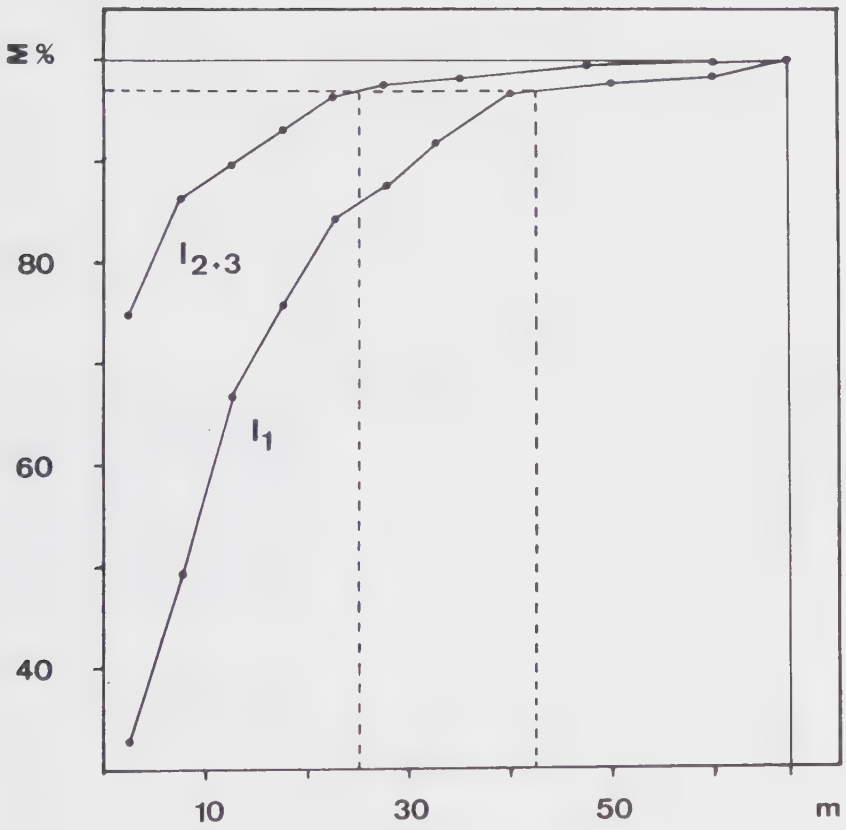


Abbildung 6 a und b:

a



Markierung: Sender-Gelb
AH; Geschlecht weiblich.
10 Beobachtungen in 18 Tagen bzw. 24 Taxationen von März-Juli 1973. Im Herbst 1973 mit Tumoren an Hals und Rücken tot aufgefunden.

1 km

b



Markierung: Sender-Grün
AH; Geschlecht unbestimmt.
10 Beobachtungen in 17 Tagen bzw. 23 Taxationen von März bis Ende Juli 1973.

Abbildung 6 c und d:

c



Markierung: Sender-Weiss
AH; Geschlecht männlich.
19 Beobachtungen in 18 Ta-
gen bzw. 24 Taxationen von
März bis Ende Juli 1973.
Abschuss im Dezember 1973.

d



Markierung: Sender-Rot
AH; Geschlecht weiblich.
18 Beobachtungen in 18 Ta-
gen bzw. 24 Taxationen von
März bis Ende Juli 1973.
Abschuss im Dezember 1973.

Abbildung 6 e und f:

e



Markierung: Gelb-Grün
IH; Geschlecht weiblich.
28 Beobachtungen in 25 Ta-
gen bzw. 26 Taxationen von
Januar 1974 bis Januar 1975.

1 km

A horizontal line with vertical ticks at each end, representing a scale of 1 km.

f



Markierung: Blau-Grün
IH; Geschlecht weiblich.
30 Beobachtungen in 26 Ta-
gen bzw. 27 Taxationen von
Januar 1974 bis März 1975.

Abbildung 6 g und h:

g

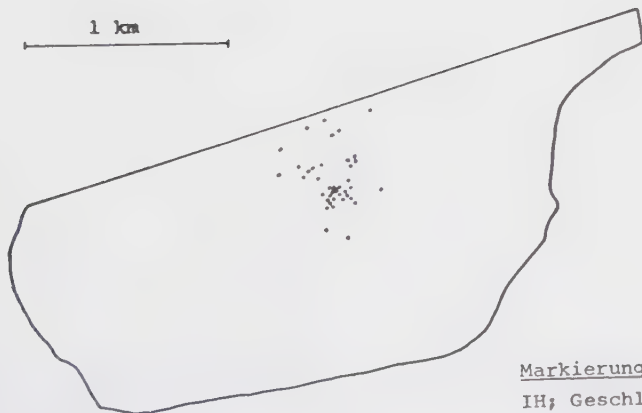


Markierung: Rechts-Grün
AH; Geschlecht unbestimmt.
50 Beobachtungen in 43 Ta-
gen bzw. 51 Taxationen von
April 1973 bis Dezember 1974.

1 km

 A horizontal scale bar with vertical end caps, labeled "1 km".

h



Markierung: Gelb-Blau
IH; Geschlecht männlich.
38 Beobachtungen in 21 Ta-
gen bzw. 22 Taxationen von
Januar bis Oktober 1974.

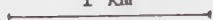
Abbildung 6 i und k:

i



Markierung: Gelb-Rot
IH; Geschlecht weiblich.
47 Beobachtungen in 24 Ta-
gen bzw. 25 Taxationen von
Januar bis Dezember 1974.

1 km



k



Markierung: Blau-Blau
IH; Geschlecht männlich.
42 Beobachtungen in 25 Ta-
gen bzw. 26 Taxationen von
Januar 1974 bis Januar 1975.

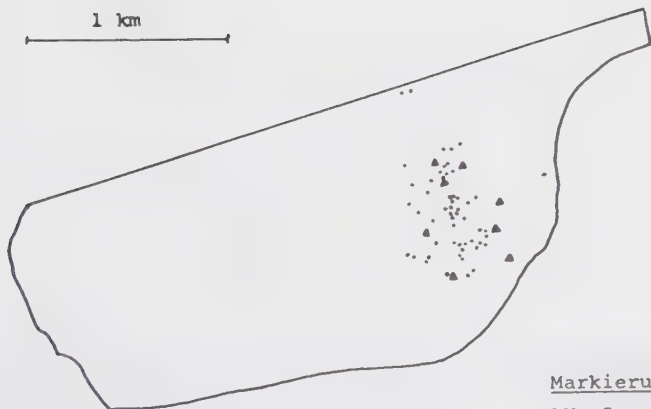
Abbildung 6 l und m:



Markierung: Links-Grün
AH; Geschlecht unbestimmt.
17 Beobachtungen in 19 Ta-
gen bzw. 25 Taxationen von
April bis Dezember 1973.

1 km

A horizontal line with vertical ticks at each end, representing a scale of 1 km.



Markierung: Rechts-Weiss I
AH; Geschlecht männlich.
58 Beobachtungen in 45 Ta-
gen bzw. 53 Taxationen von
April 1973 bis März 1975.
(matte Marke)

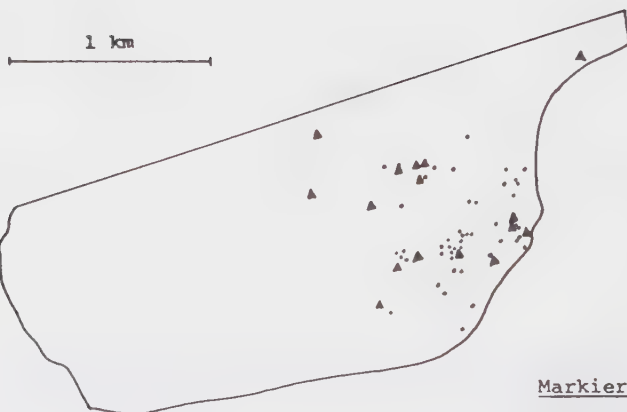
Abbildung 6 n und o:

n



Markierung: Rechts-Weiss I
AH; Geschlecht männlich.
26 Beobachtungen in 45 Ta-
gen bzw. 53 Taxationen von
März 1973 bis März 1975.
(Glänzende Marke)

o



Markierung: Rechts-Rot
AH; Geschlecht männlich.
63 Beobachtungen in 45 Ta-
gen bzw. 53 Taxationen von
April 1973 bis März 1975.

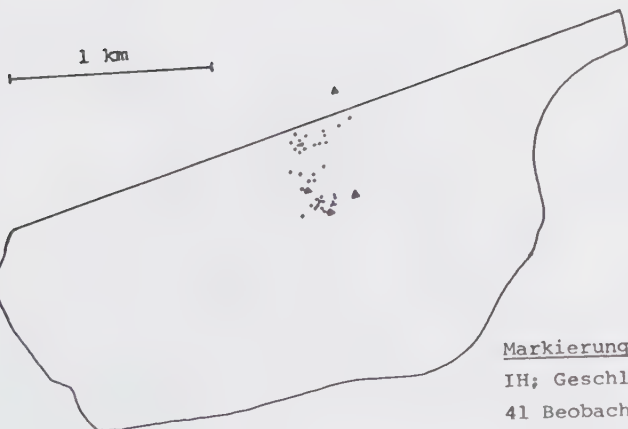
Abbildung 6 p und q:

p



Markierung: Links-Rot I
AH; Geschlecht weiblich.
20 Beobachtungen in 17 Ta-
gen bzw. 23 Taxationen von
März bis November 1973.
Abschuss im November 1973.

q



Markierung: Blau-Rot
IH; Geschlecht weiblich.
41 Beobachtungen in 26 Ta-
gen bzw. 27 Taxationen von
Januar 1974 bis März 1975.
Kurz nach dem Aussatz ein-
mal ausserhalb des Unter-
suchungsgebietes beobachtet.

Abbildung 6 r und s:

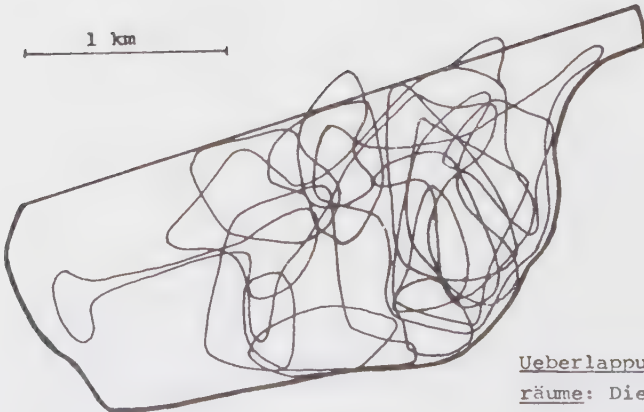
r



Markierung: Links-Rot II
IH; Geschlecht weiblich.
29 Beobachtungen in 26 Ta-
gen bzw. 27 Taxationen von
Januar 1974 bis Oktober 1974.
Abschuss im Dezember 1974.

1 km

s



Überlappung der Aktions-
räume: Die Umrisslinien ge-
ben die ungefähre Gestalt
der beobachteten individuel-
len Verteilungsmuster
wieder. Sie sind frei von
Hand gezeichnet.

Abbildung 7:



Abbildung 8:

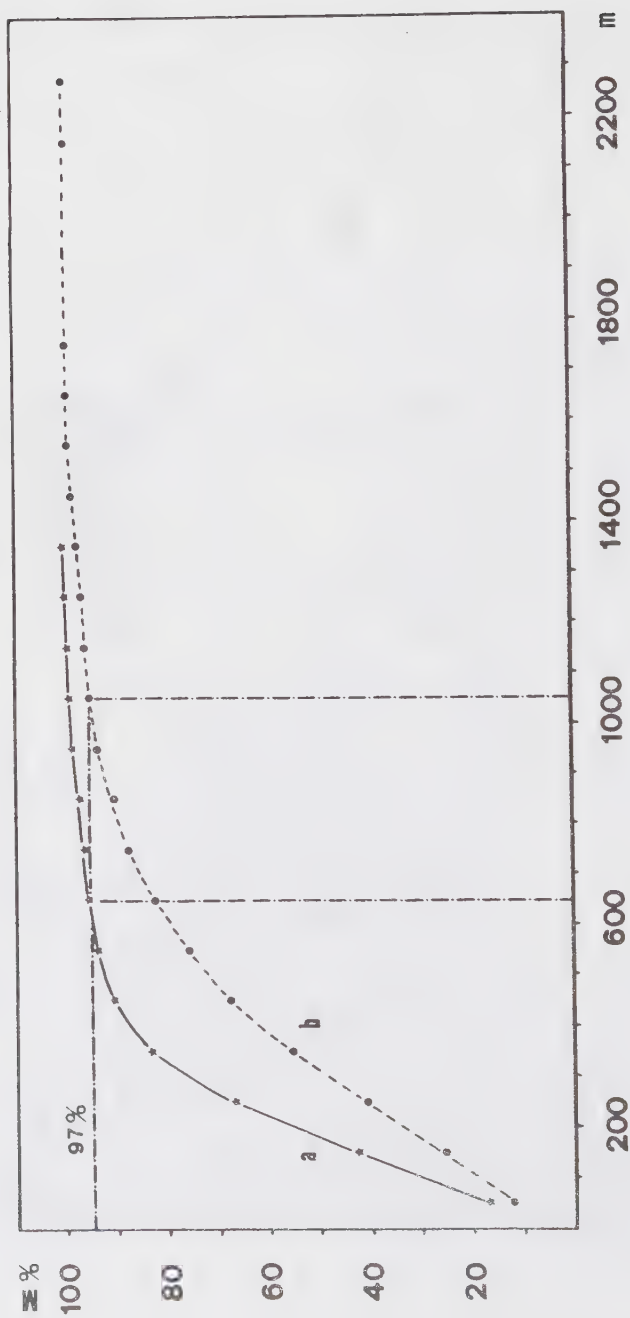


Abbildung 9a:

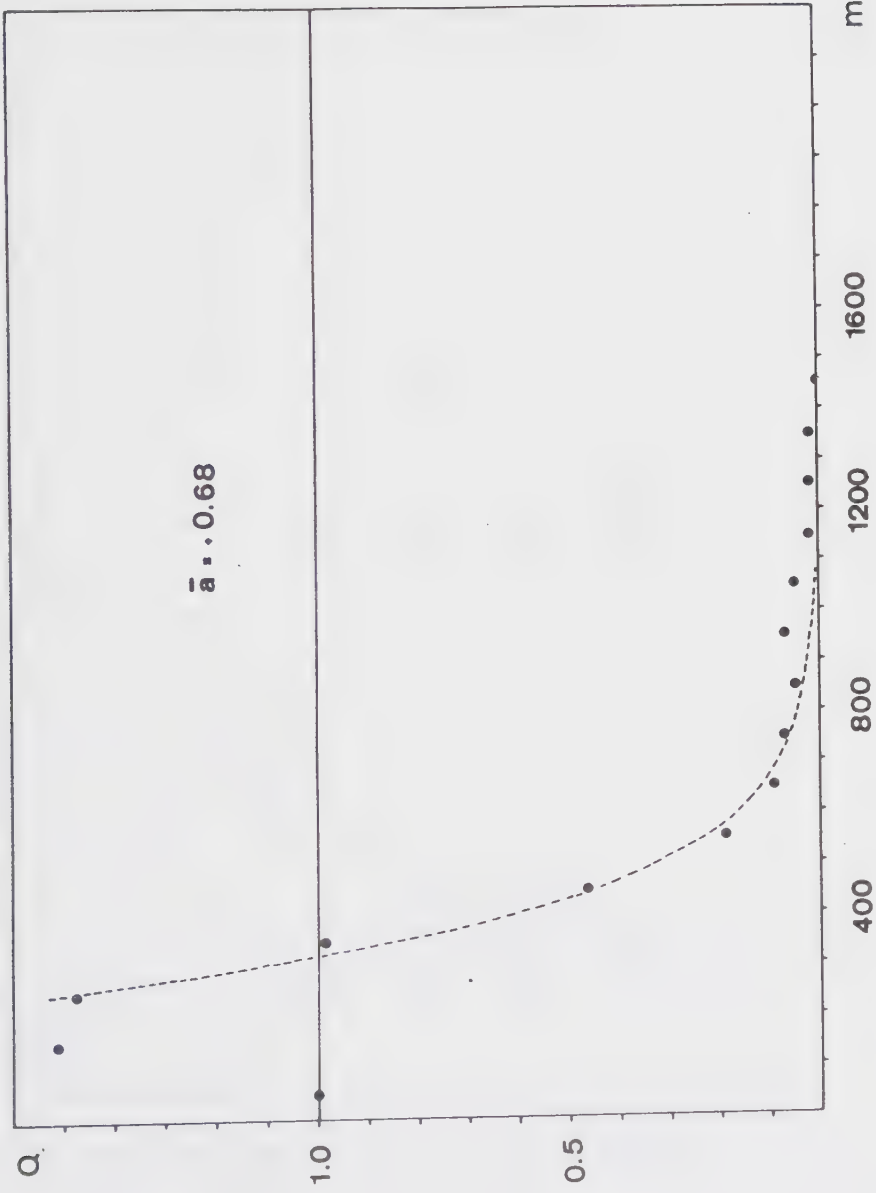


Abbildung 9 b:

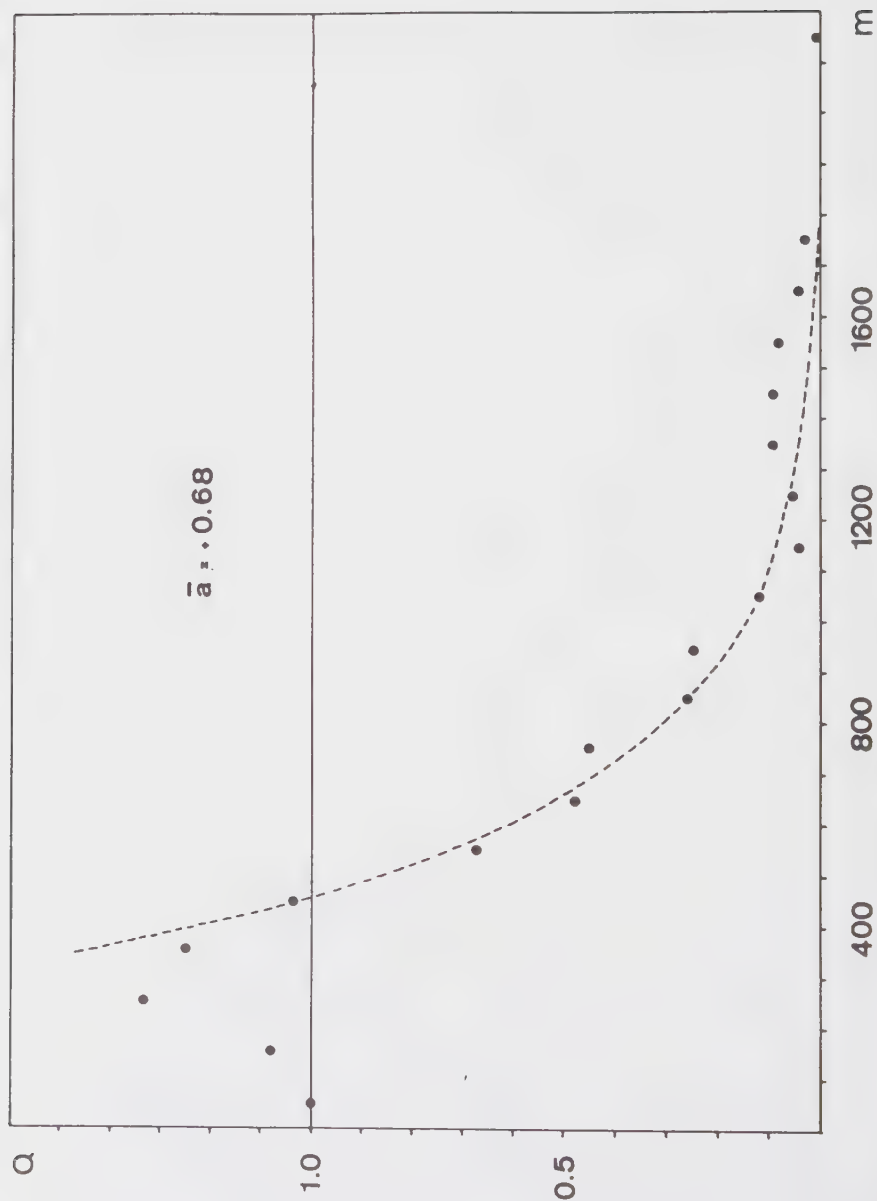
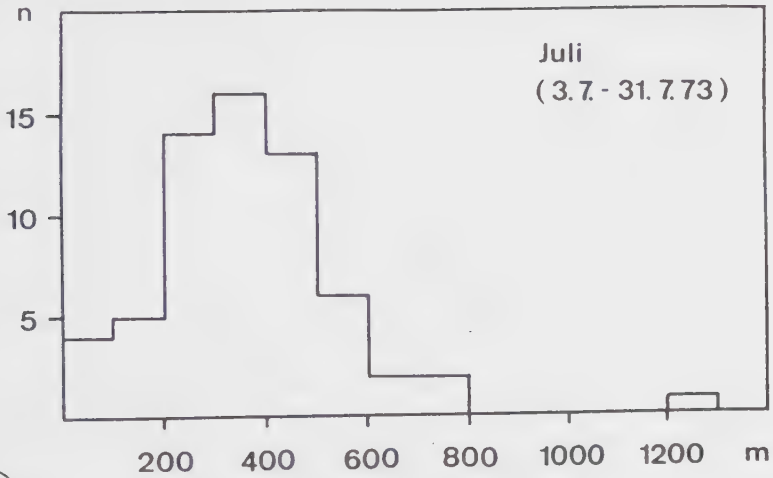
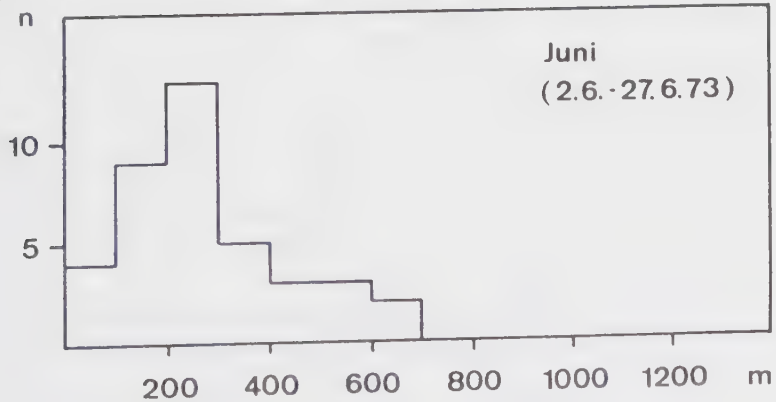


Abbildung 10:

A



B



C

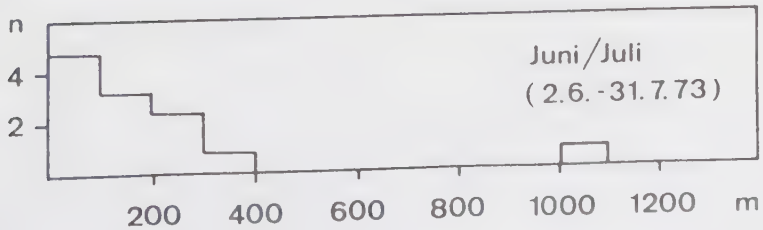
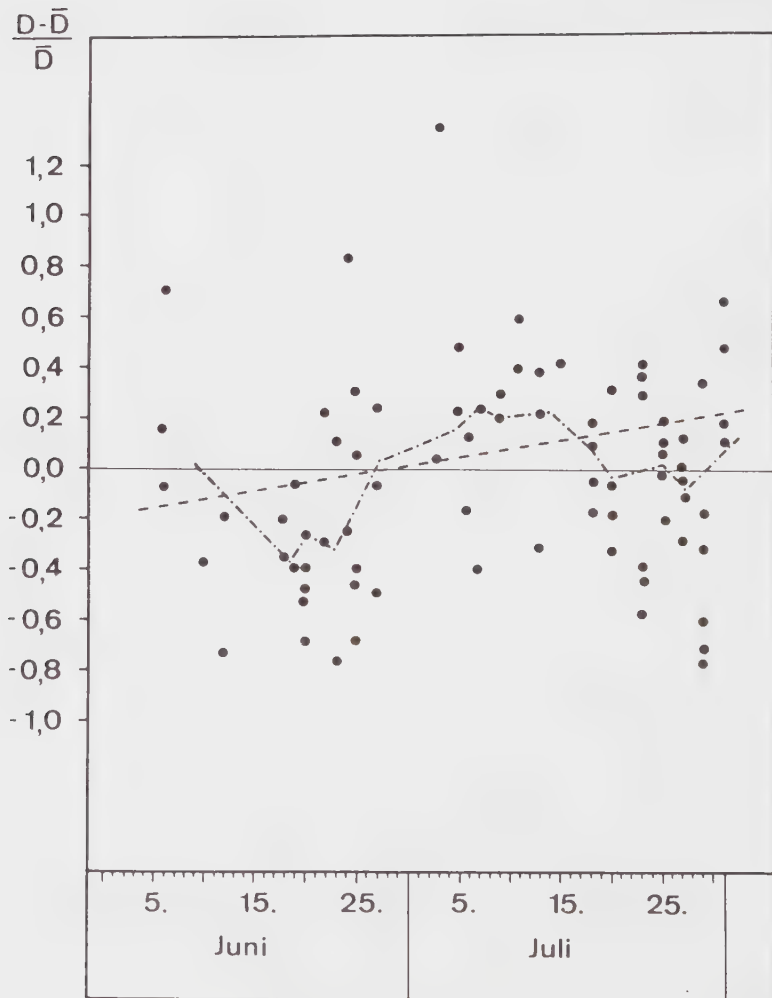


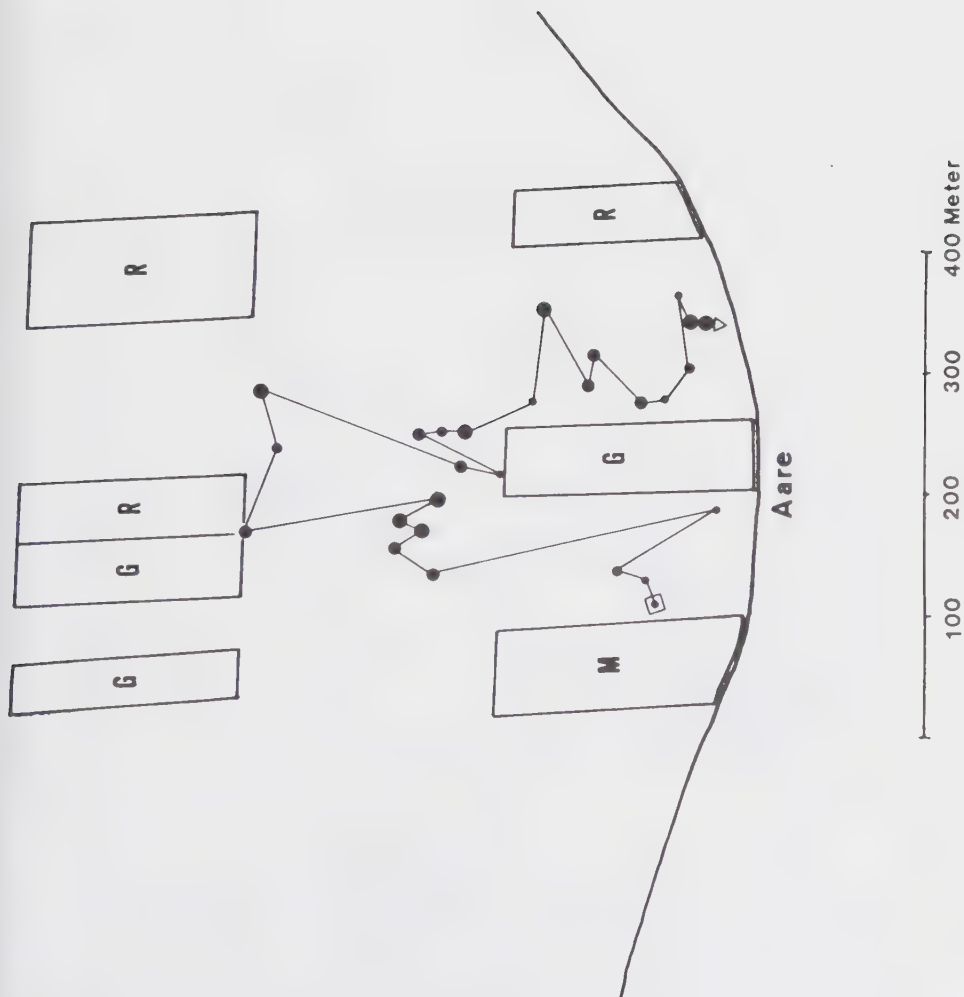
Abbildung 11:



ge-gr

Abbildung 12 a:

"Gelb-Grün"



bl - gr

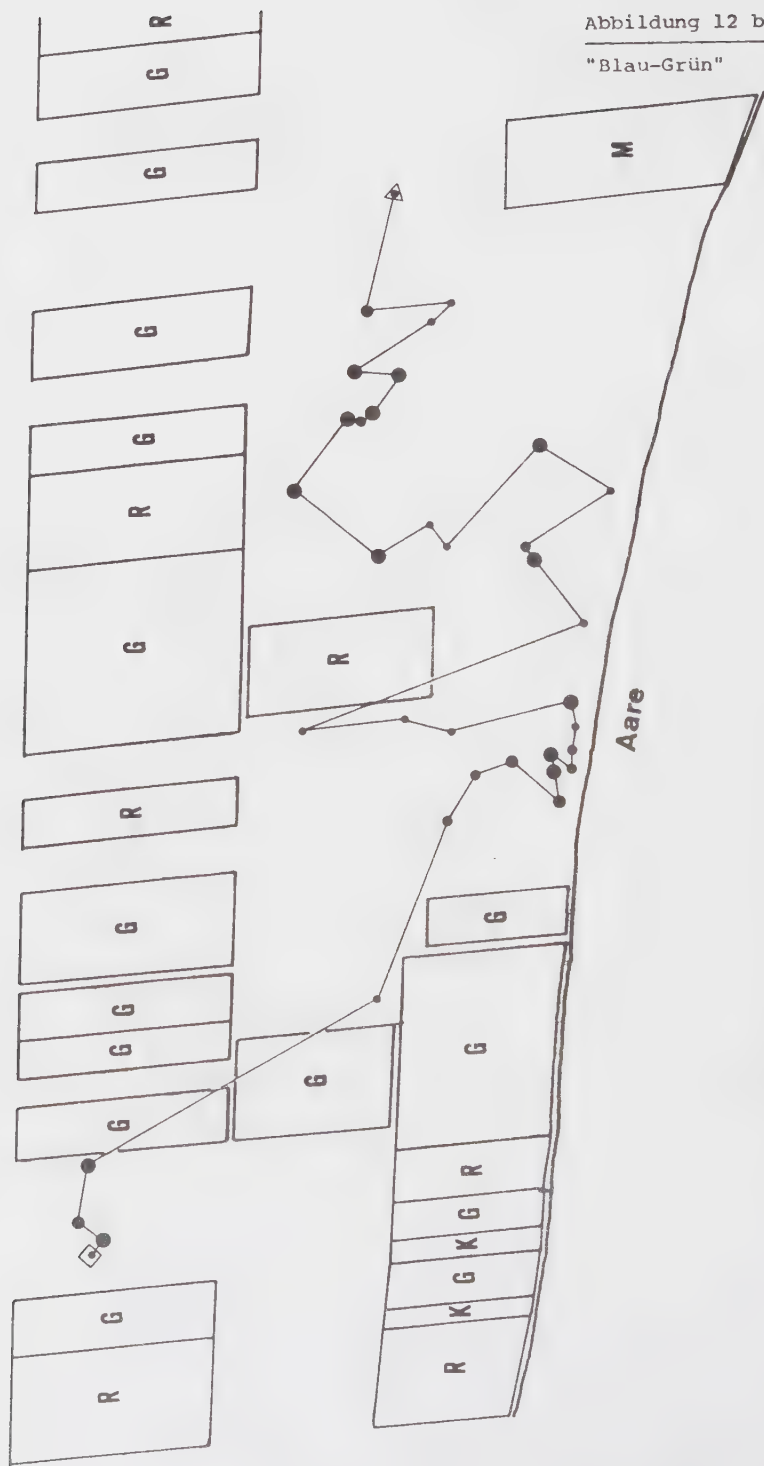


Abbildung 12 c:

"Rechts-Grün"

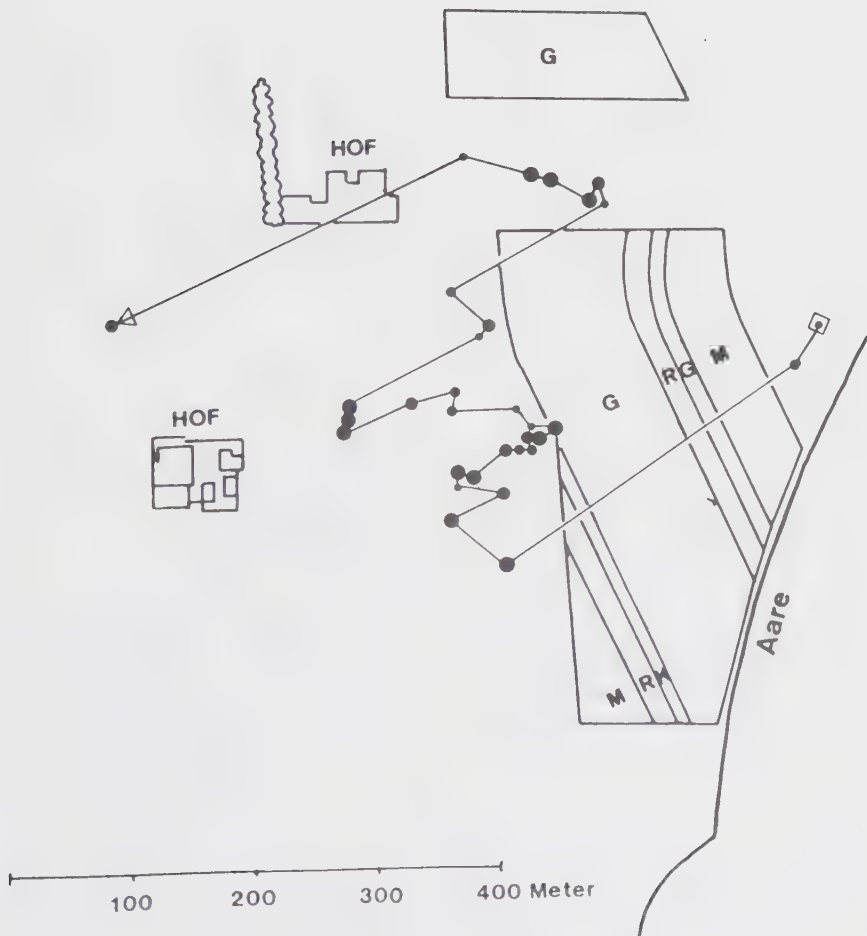
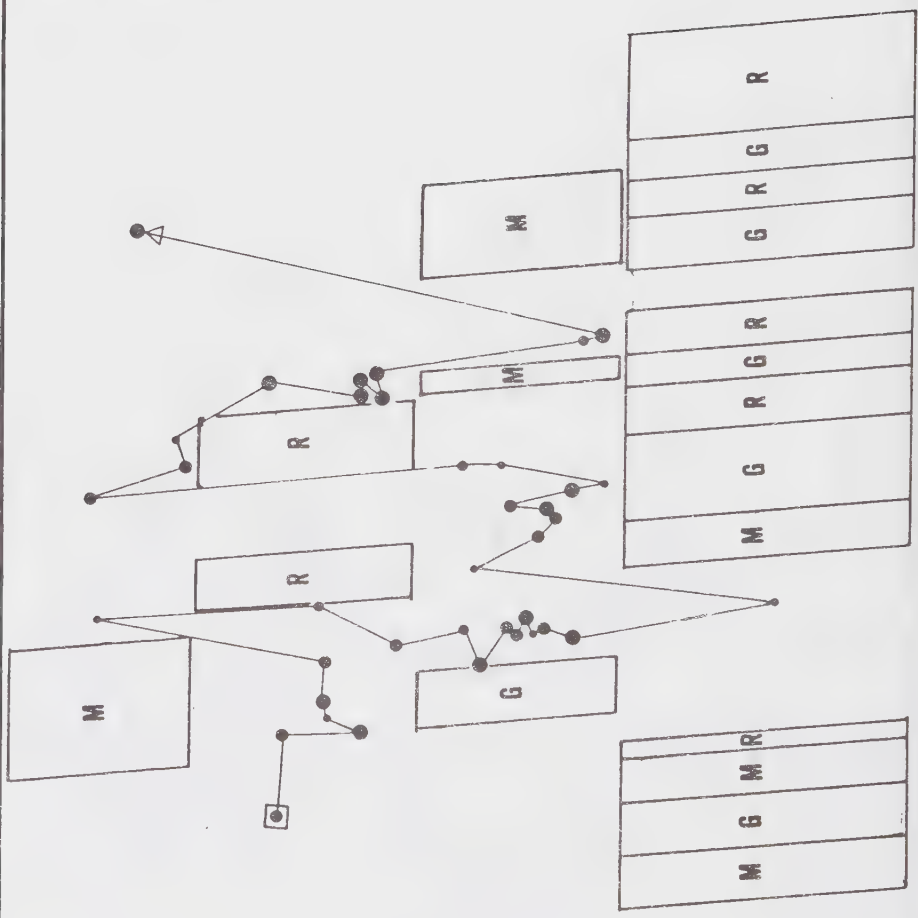


Abbildung 12 d:
 "Gelb-Blau"

ge-bl

Bahndamm



100 200 300 400 Meter

Abbildung 12 e:
"Gelb-Rot"

ge - r

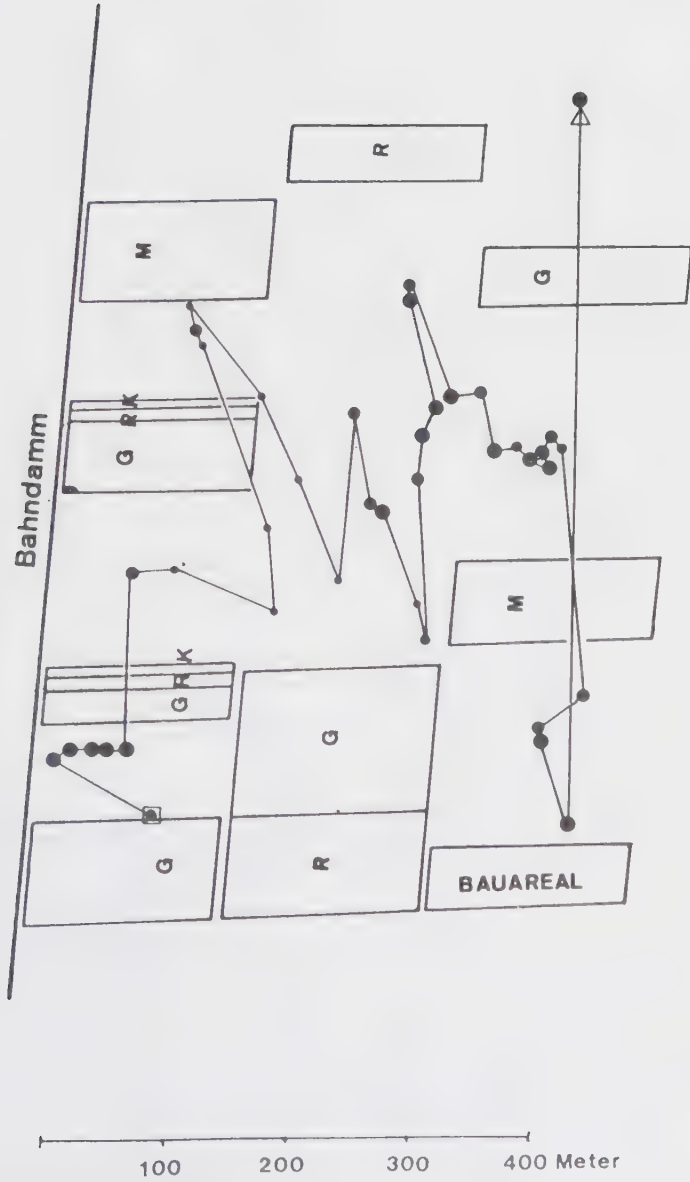
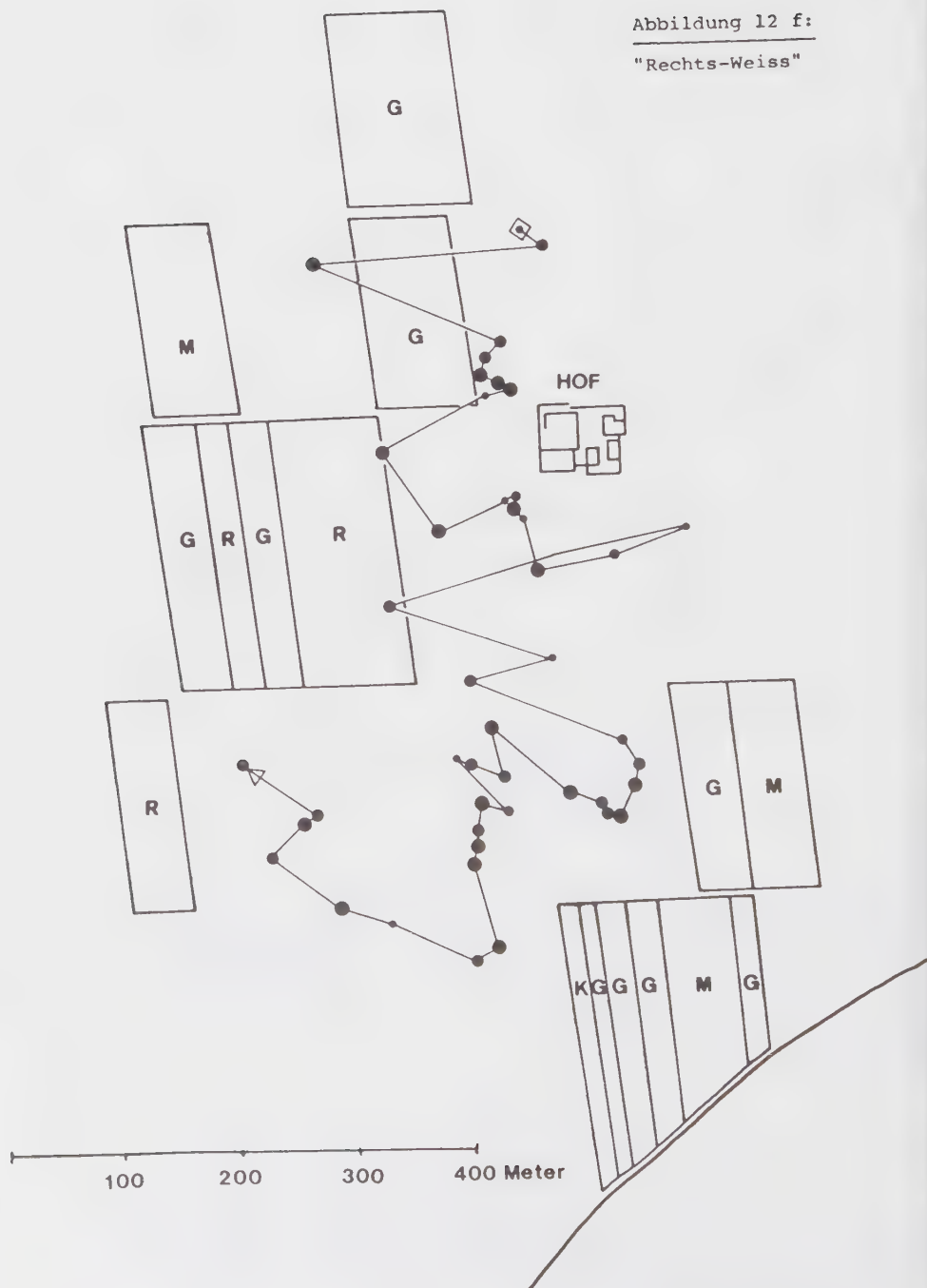
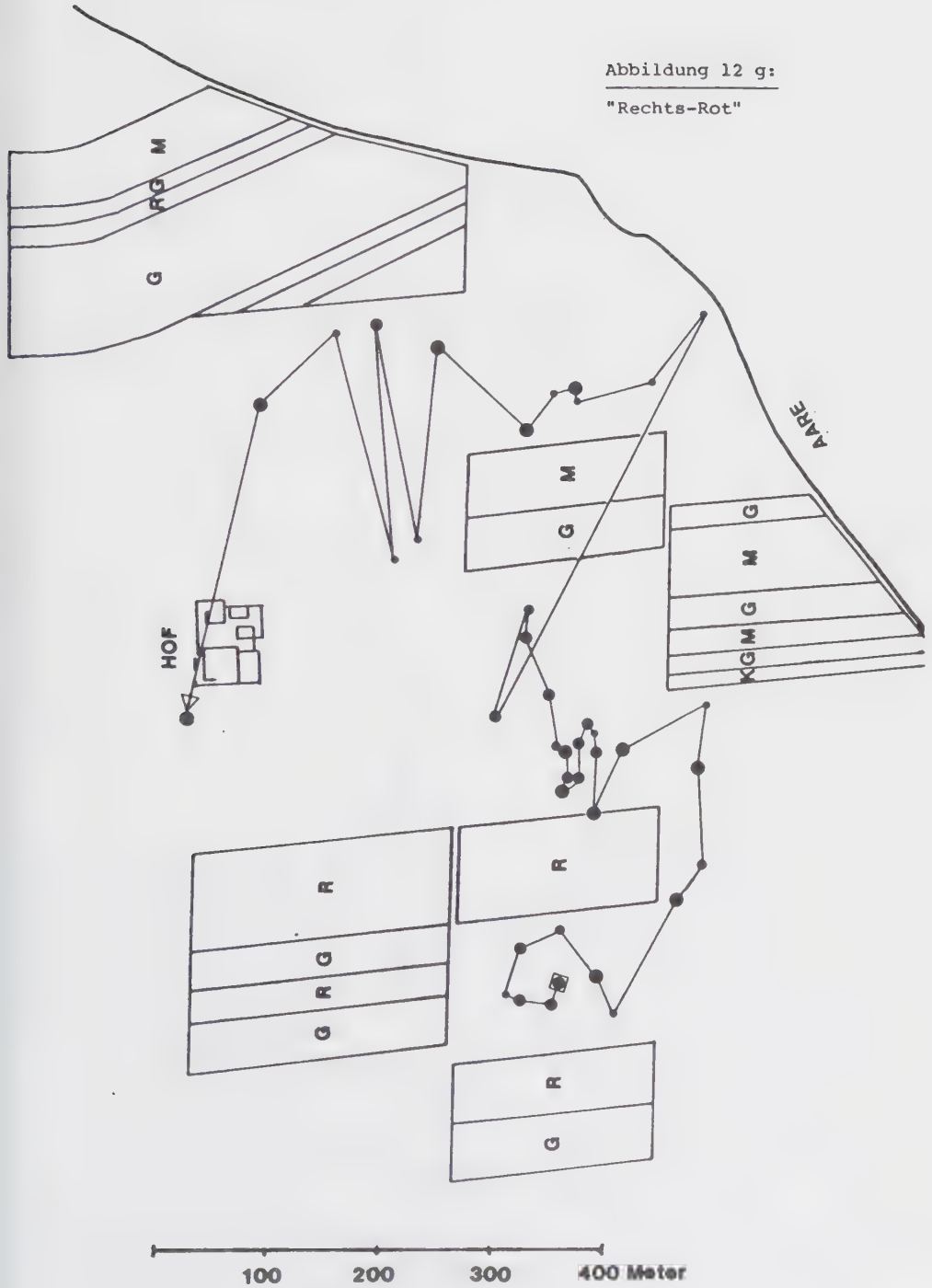


Abbildung 12 f:
 "Rechts-Weiss"



"Rechts-Rot"



"Links-Rot"

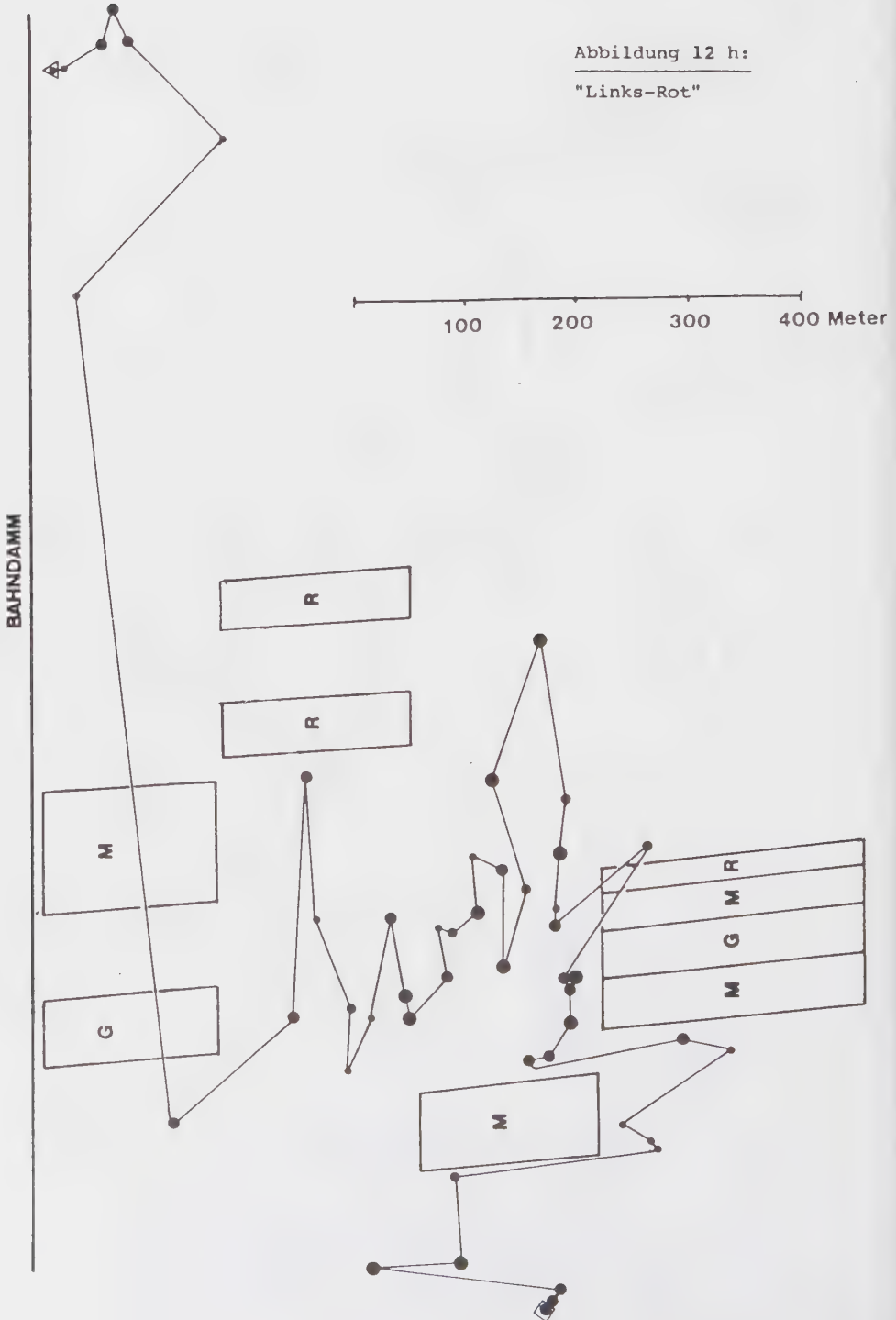


Abbildung 12 i:

"Blau-Rot"

100 200 300 400 Meter

BAHNDAMM

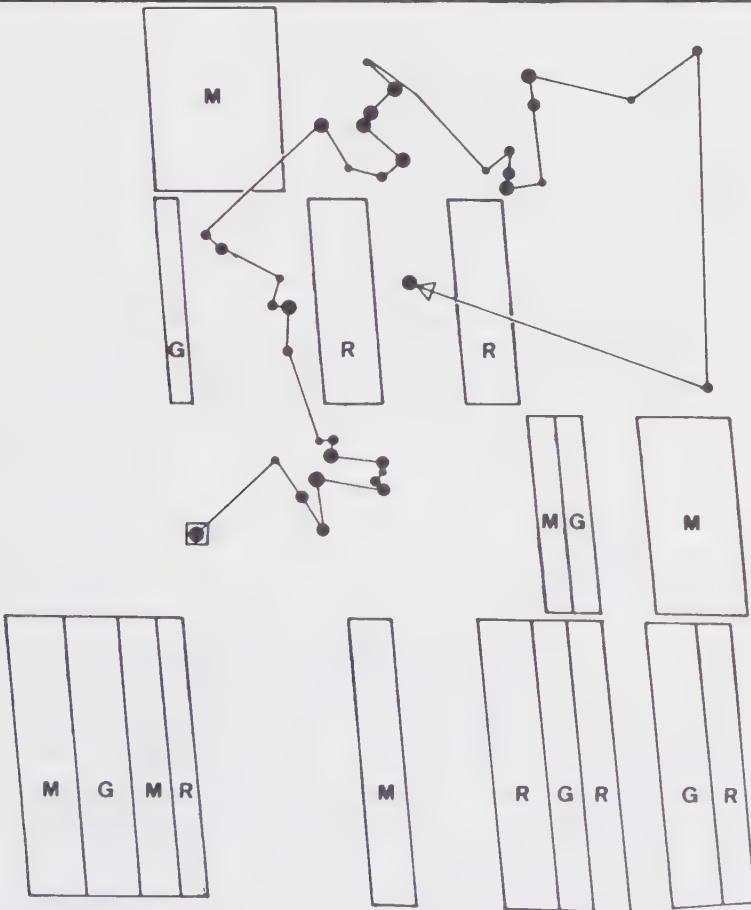


Abbildung 13:

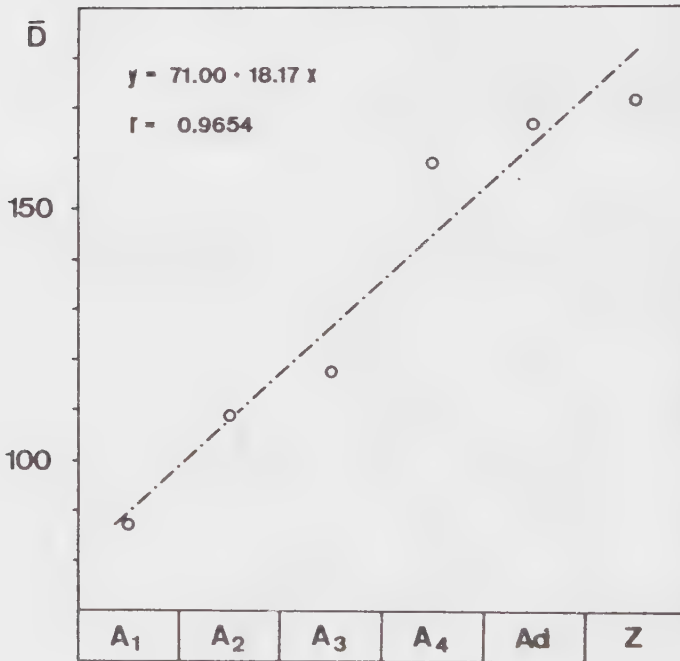
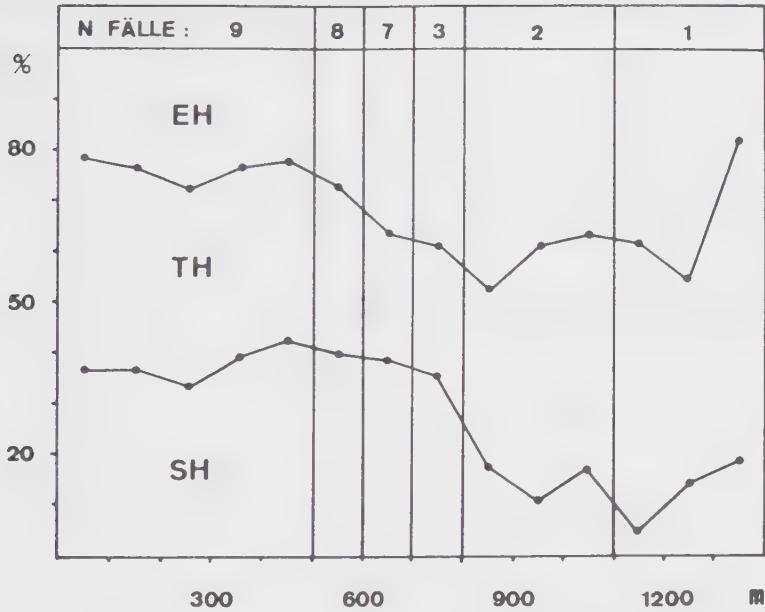


Abbildung 14:

a)



b)

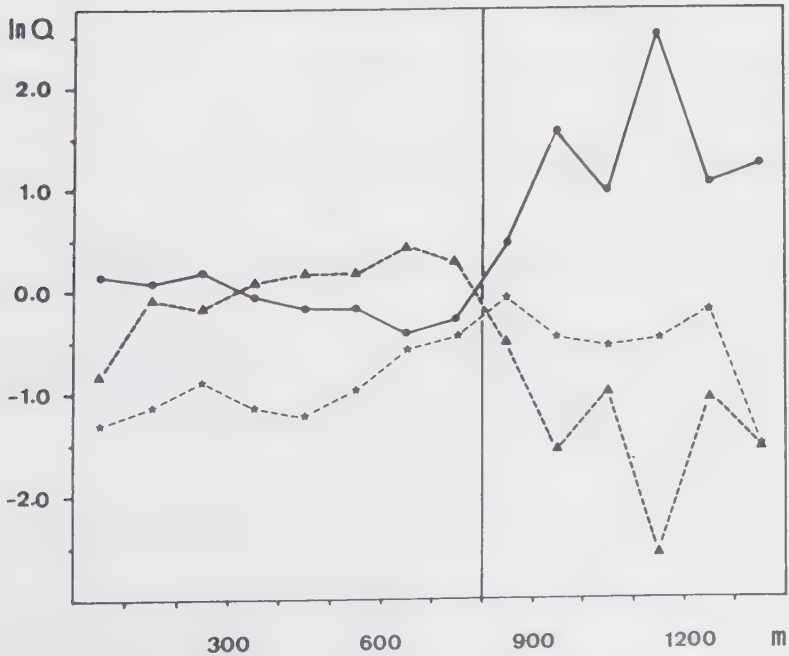


Abbildung 15:

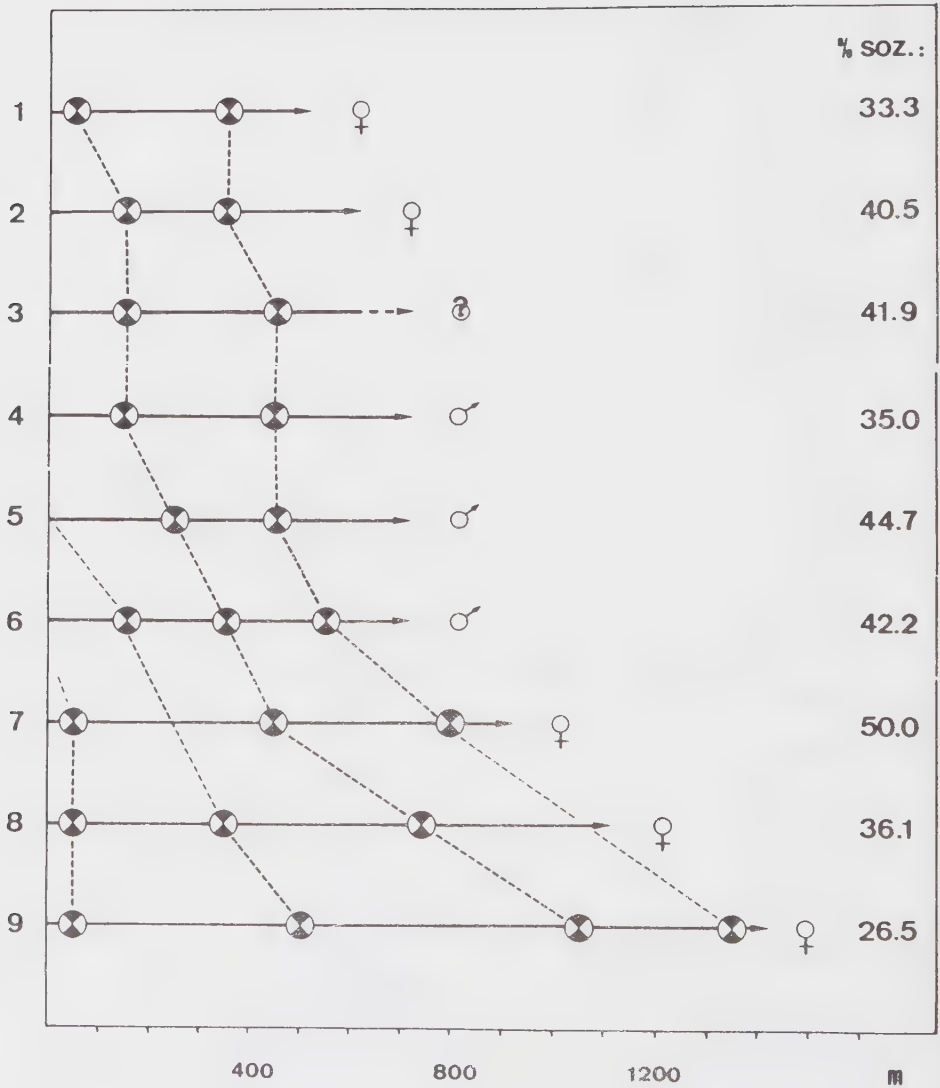


Abbildung 16 :

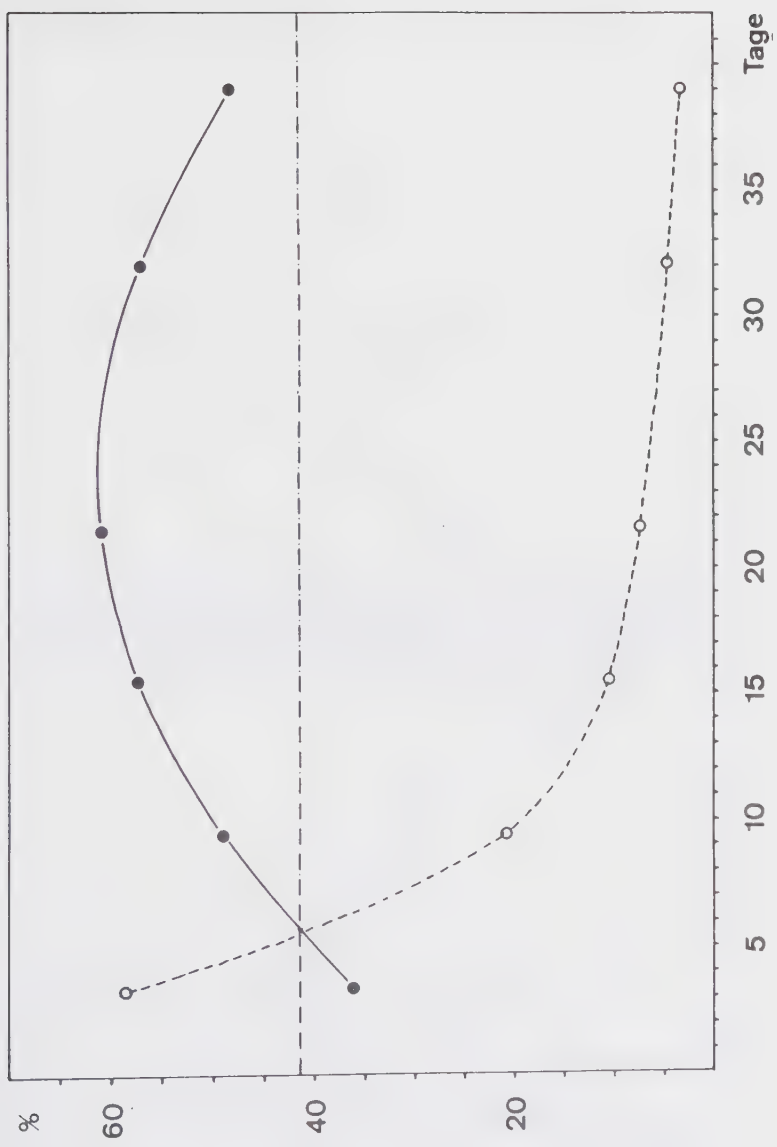


Abbildung 17:

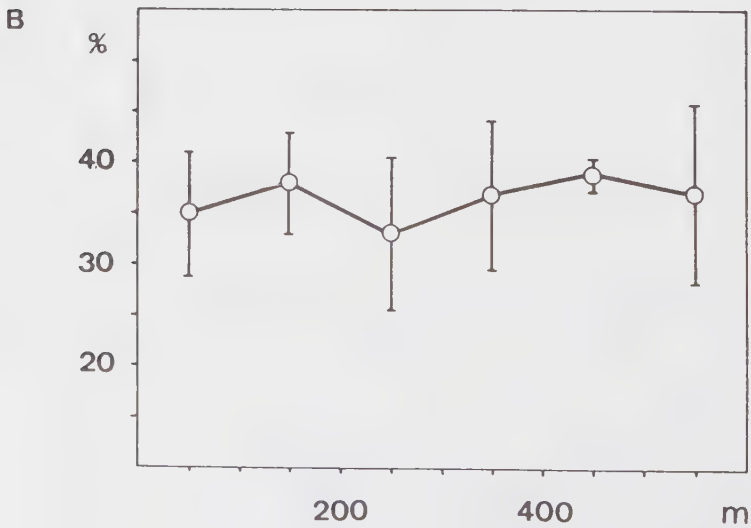
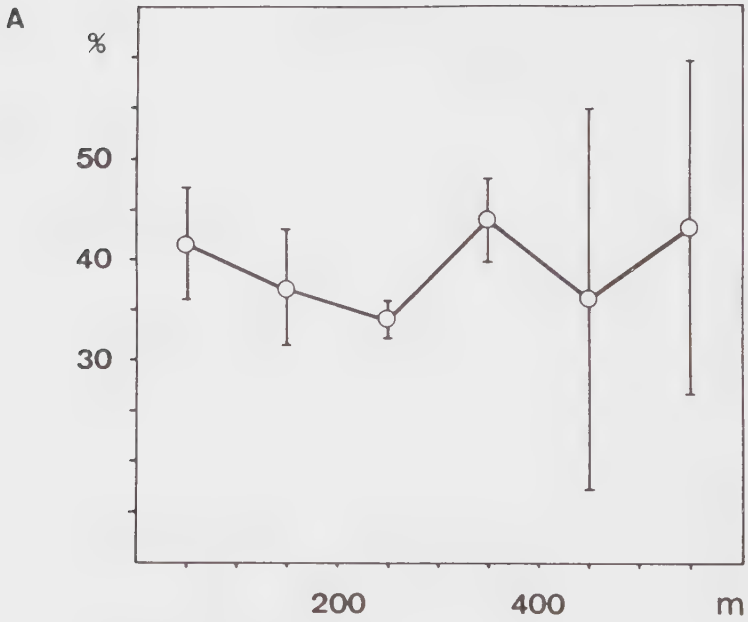


Abbildung 18:

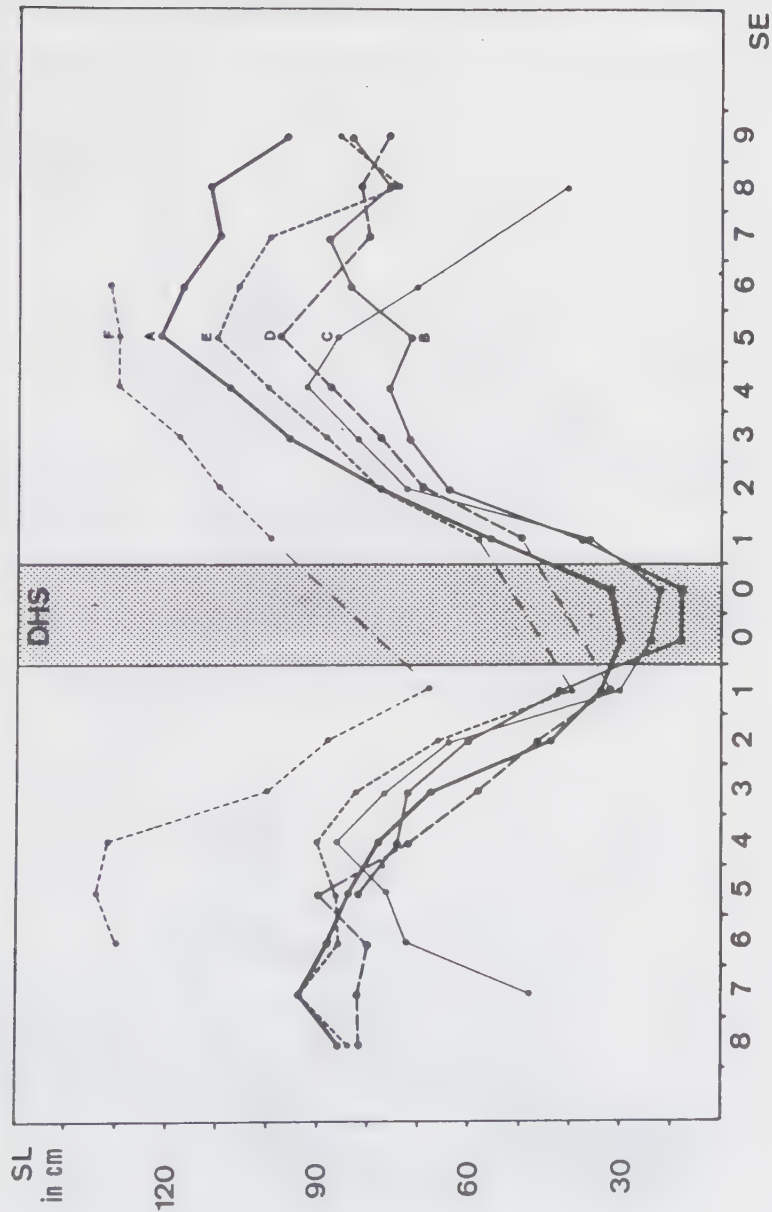
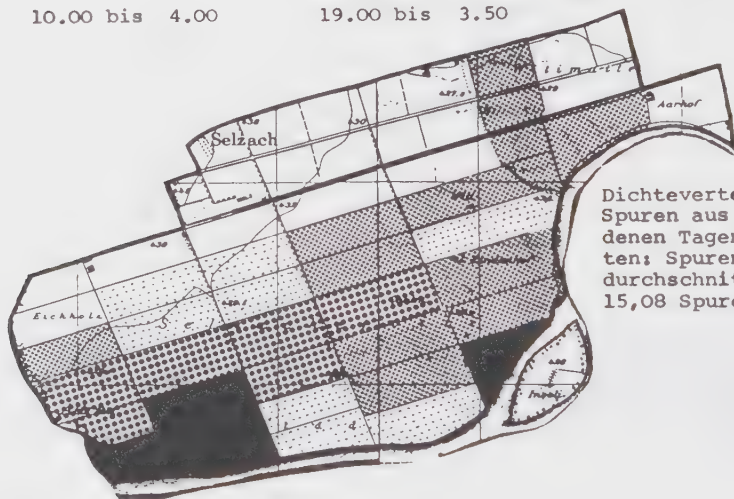


Abbildung 19: Die Verteilung von Feldhasenspuren in der Selzacherwiti im Winter 1973. a) 28.1.1973, b) 19./20.2.1973.

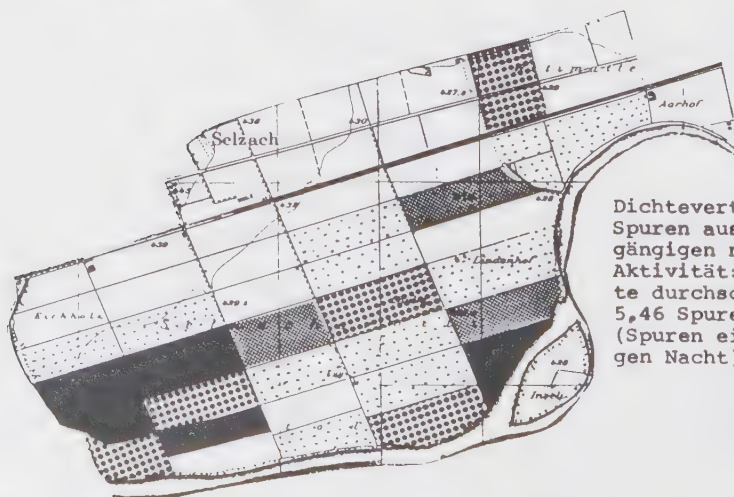
Legende:

□	a) -1.50 bis -7.00	b) -1.20 bis -3.00	(= Abweichungen der Spurendichten in den einzelnen Teilarealen von der mittleren Spurendichte in der gesamten Witi. Letztere ist bei jeder Abbildung angegeben)
▤	0.99 bis -1.49	0.99 bis -1.19	
▥	2.49 bis 1.00	2.19 bis 1.00	
▦	3.99 bis 2.50	3.49 bis 2.20	
■	10.00 bis 4.00	19.00 bis 3.50	

a



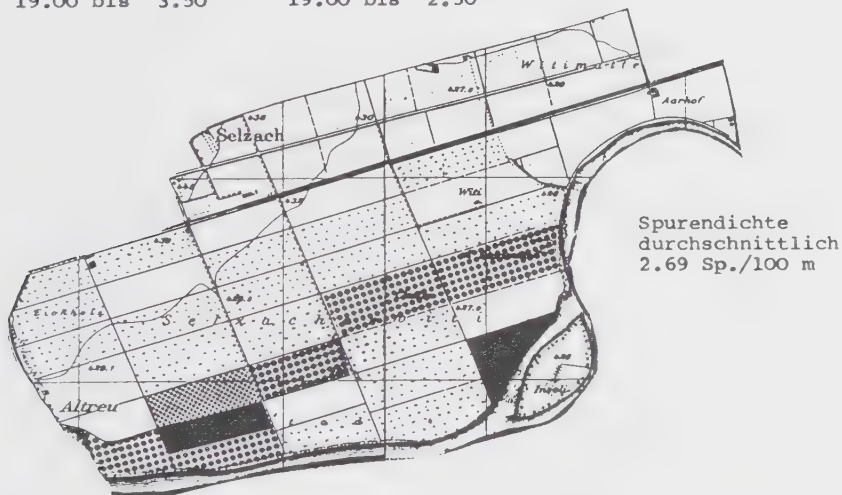
b



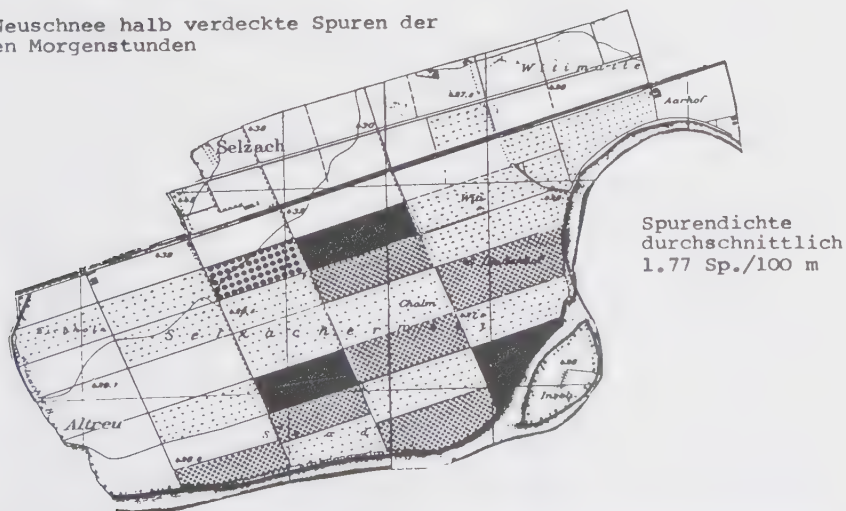
von Neuschnee verdeckte, jedoch noch sichtbare Spuren der nächtlichen Aktivität

Abbildung 19 (Fortsetzung): Die Verteilung von Feldhasenspuren in der Selzacherwiti am 20.2.1973. c) Dämmerungsstunden, d) Morgenstunden.

□	c) -1.20 bis -3.00	d) -1.00 bis -2.50	(= Abweichungen von der mittleren Spurendichte)
■	0.99 bis -1.19	0.99 bis -0.99	
■	2.19 bis 1.00	1.99 bis 1.00	
■	3.49 bis 2.20	2.49 bis 2.00	
■	19.00 bis 3.50	19.00 bis 2.50	



von Neuschnee halb verdeckte Spuren der frühen Morgenstunden



frische Spuren tagaktiver Feldhasen (vor allem Spuren rammelnder Hasen)

Abbildung 20 :

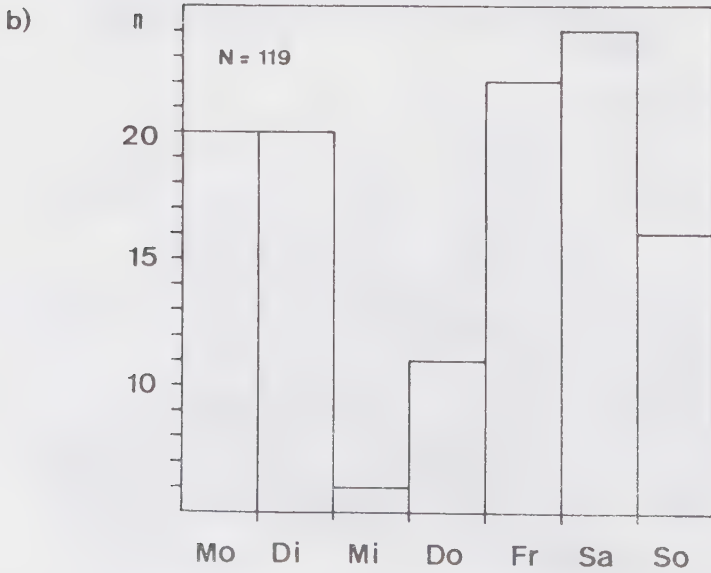
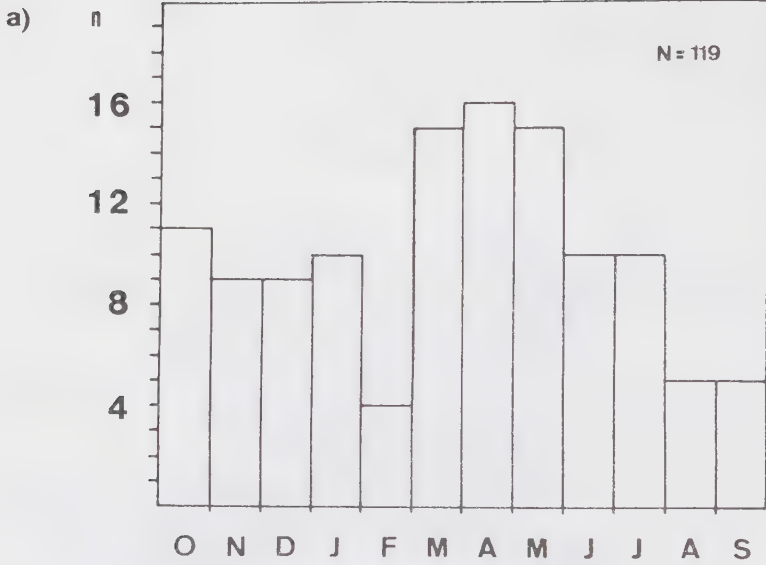
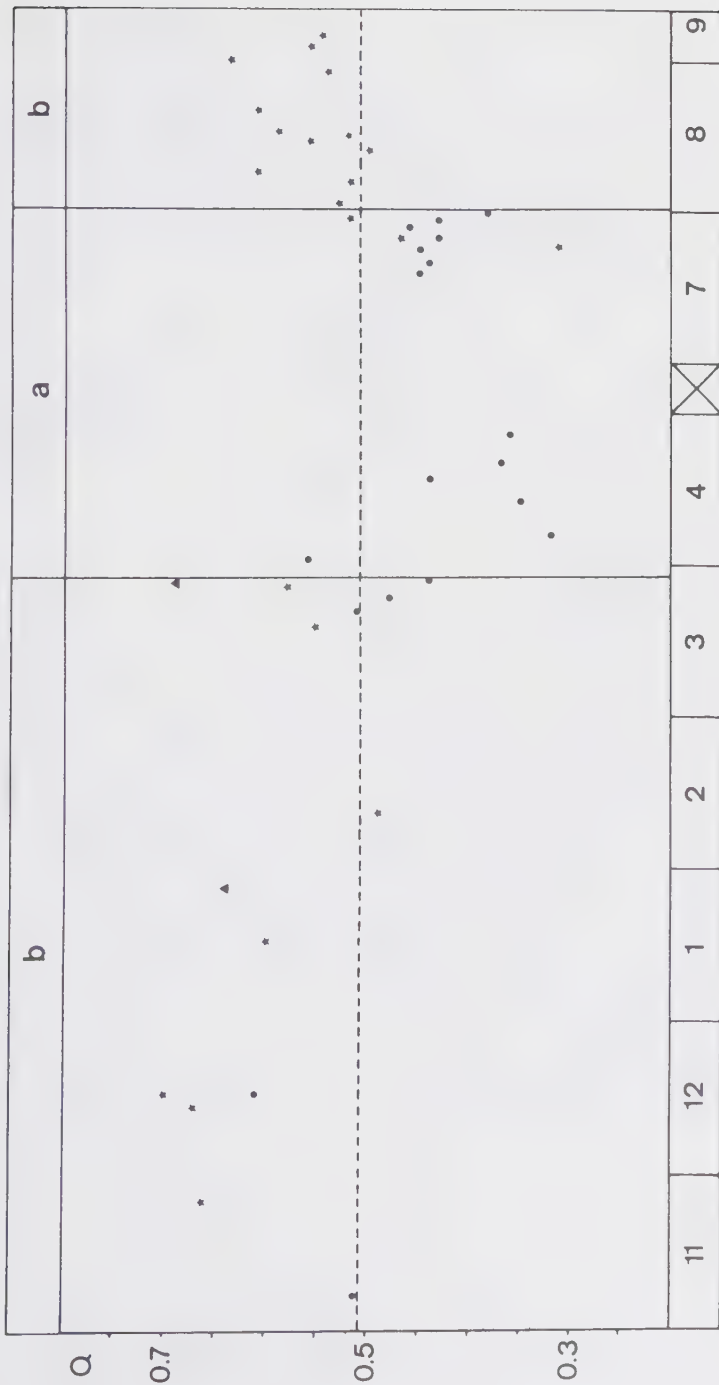


Abbildung 21 :

Vegetationsperiode



Monate

Abbildung 22:

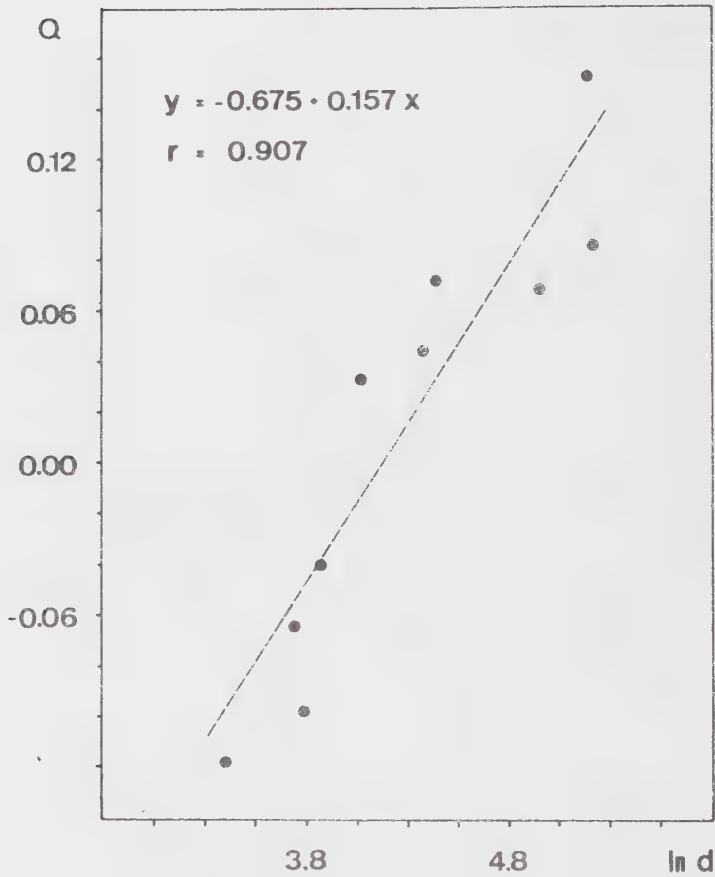


Abbildung 23:



Abbildung 24:



Abbildung 25:



Abbildung 26:

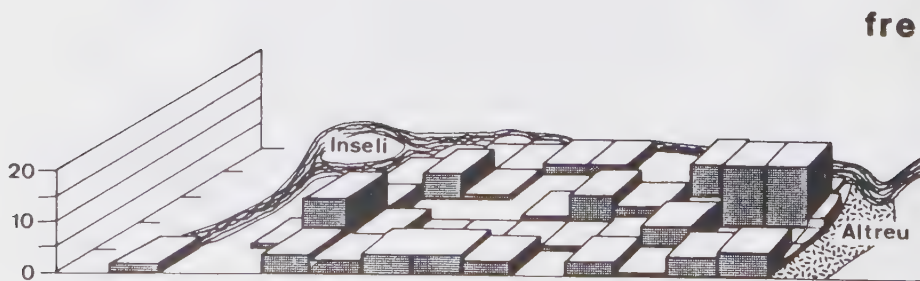
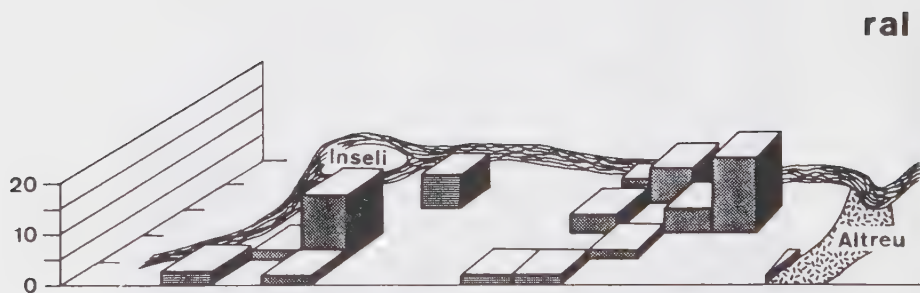


Abbildung 27:

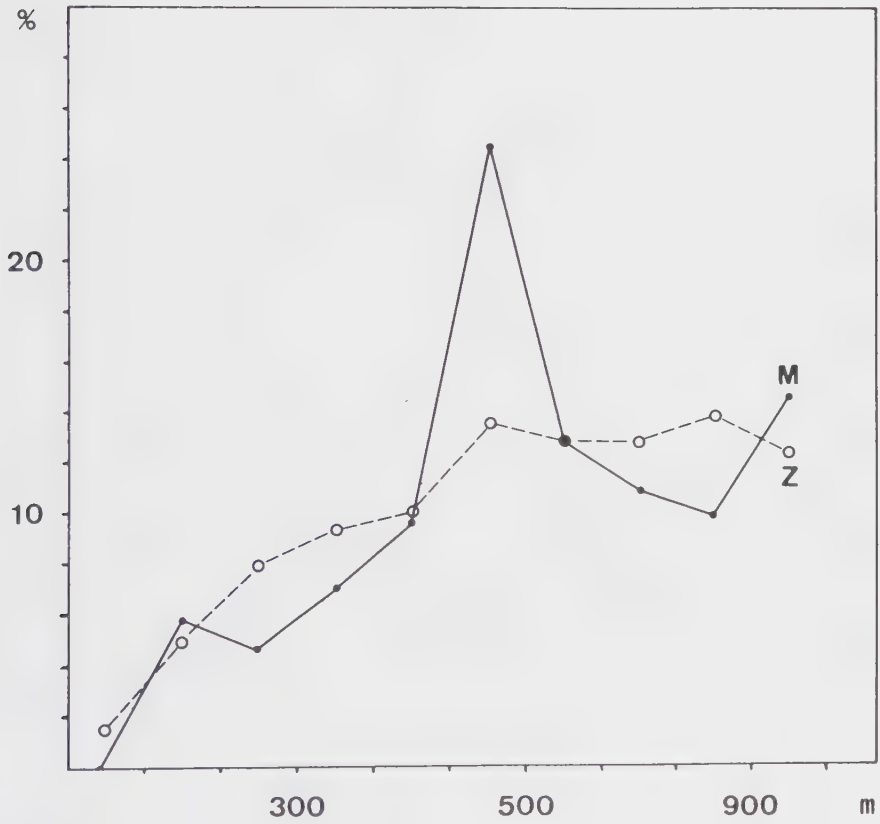


Abbildung 28 a:

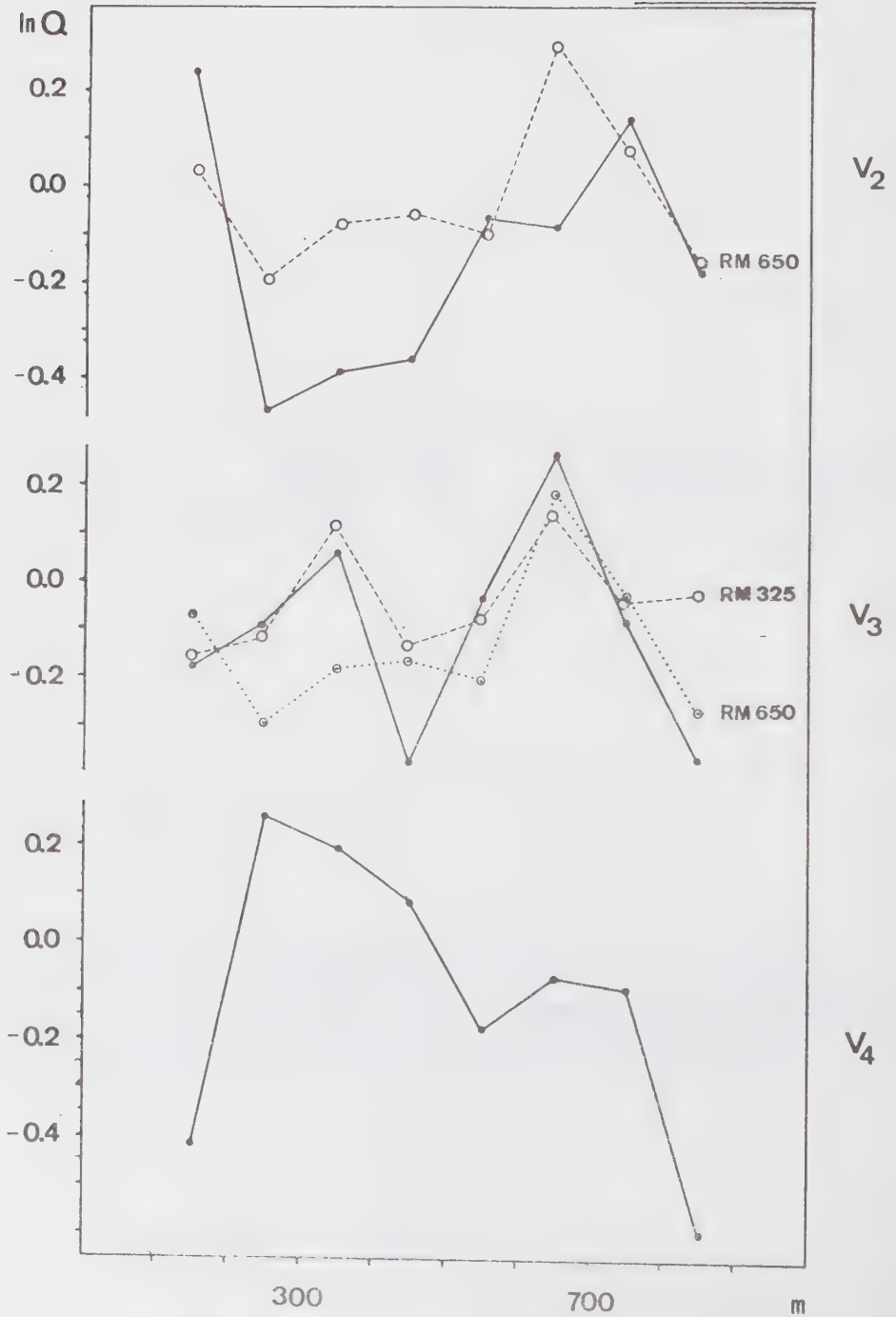


Abbildung 28 b:

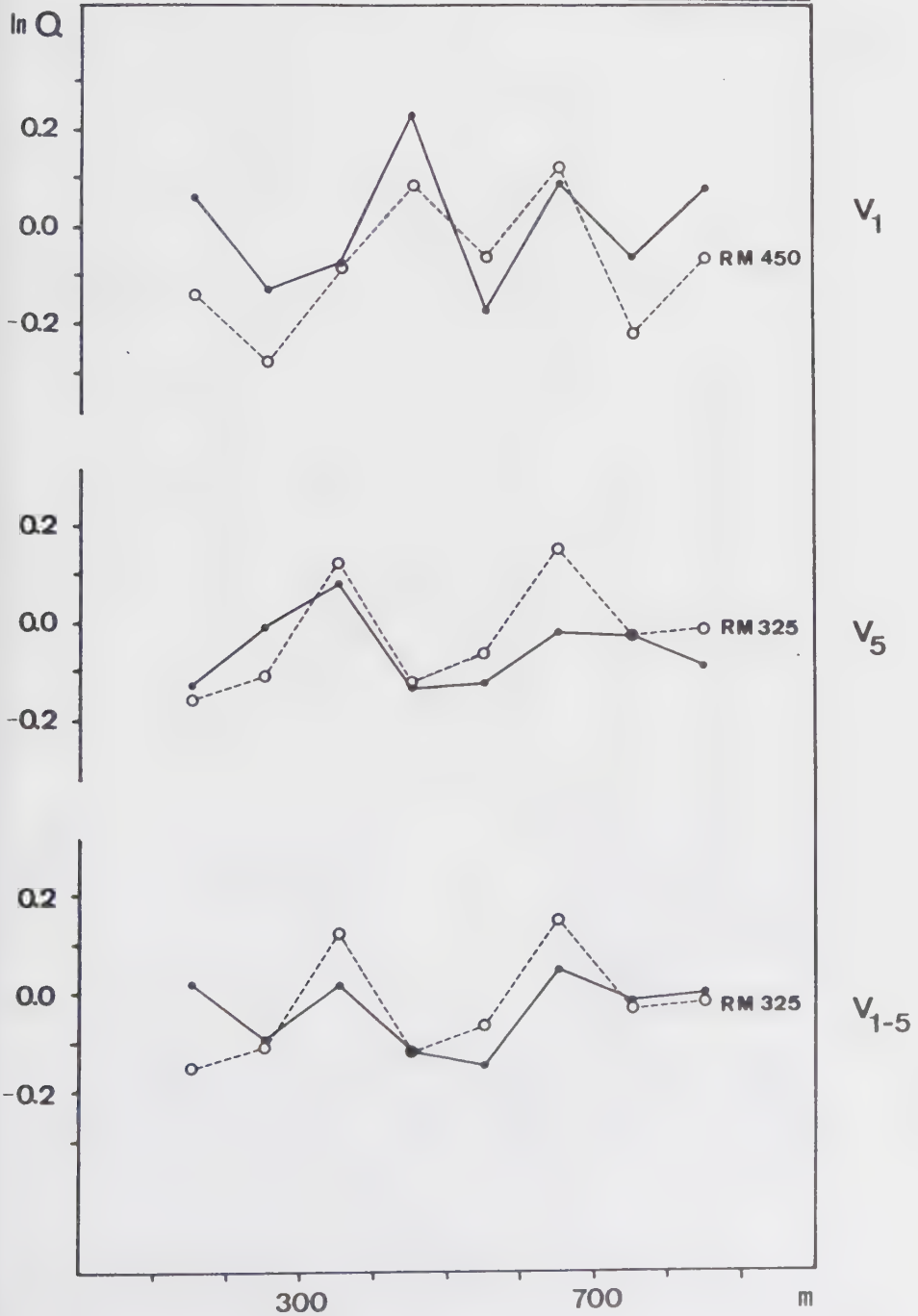
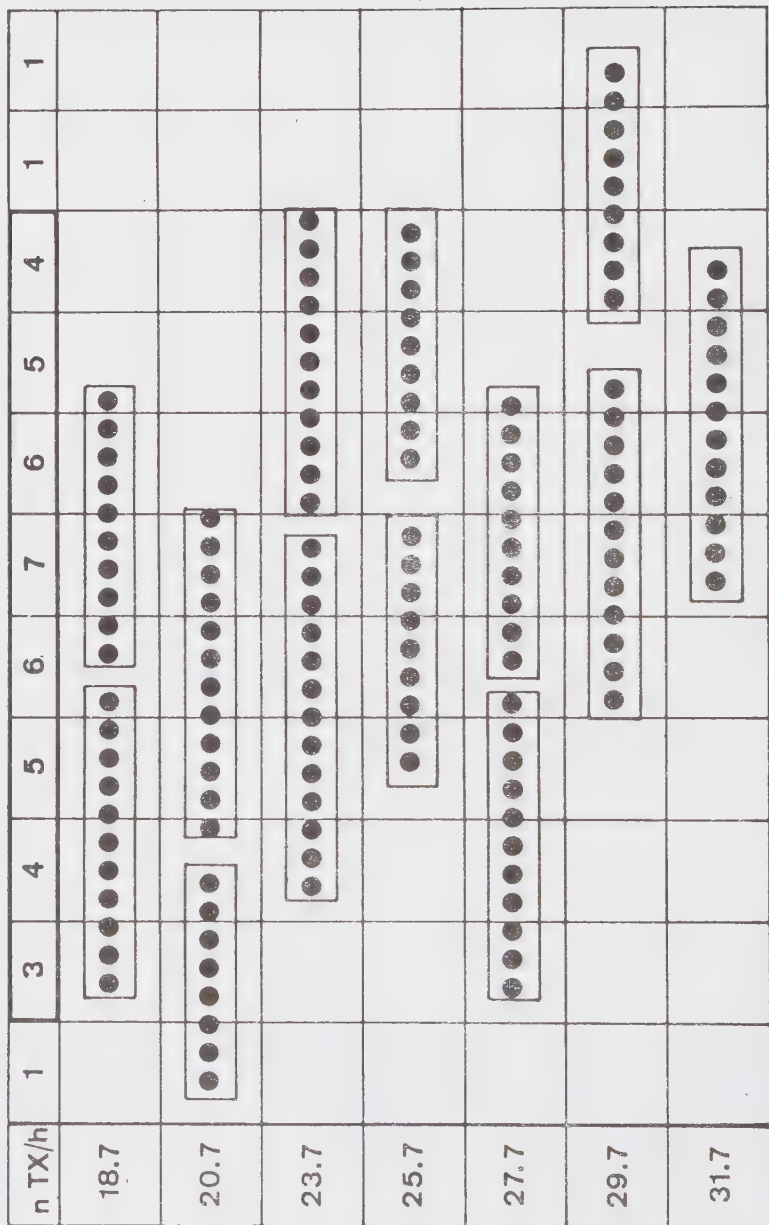


Abbildung 29:



21.00

00.00

03.00

Uhrzeit

Abbildung 30:

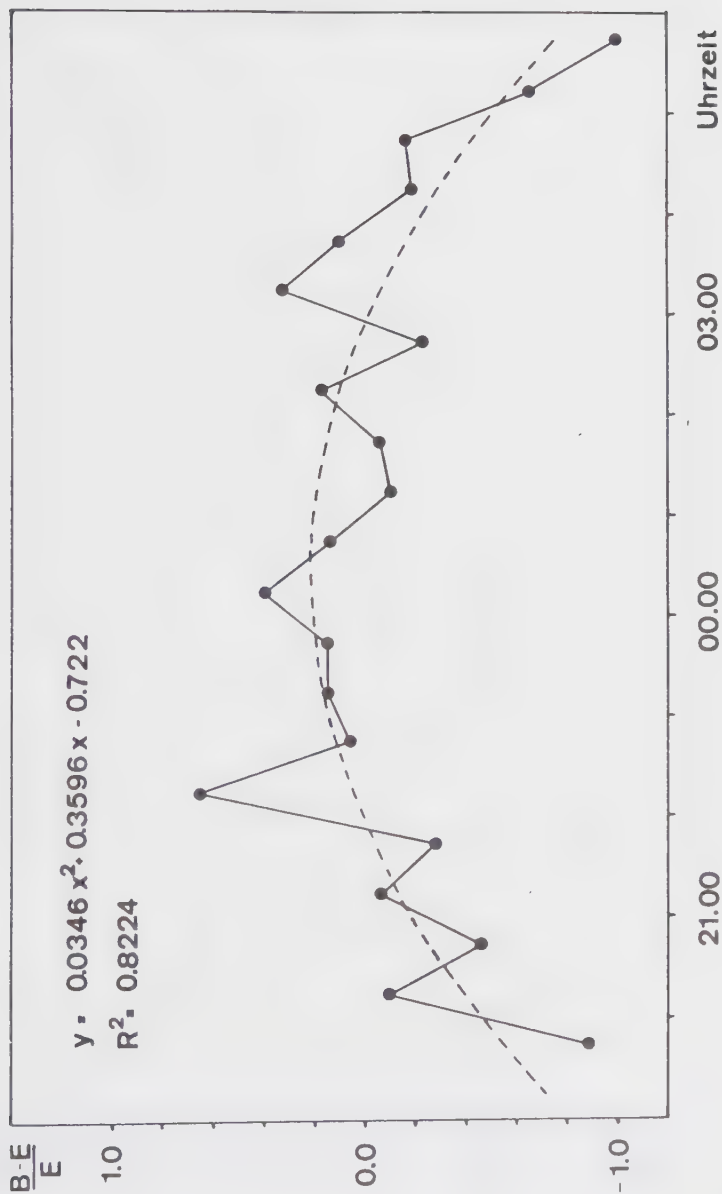


Abbildung 31 :

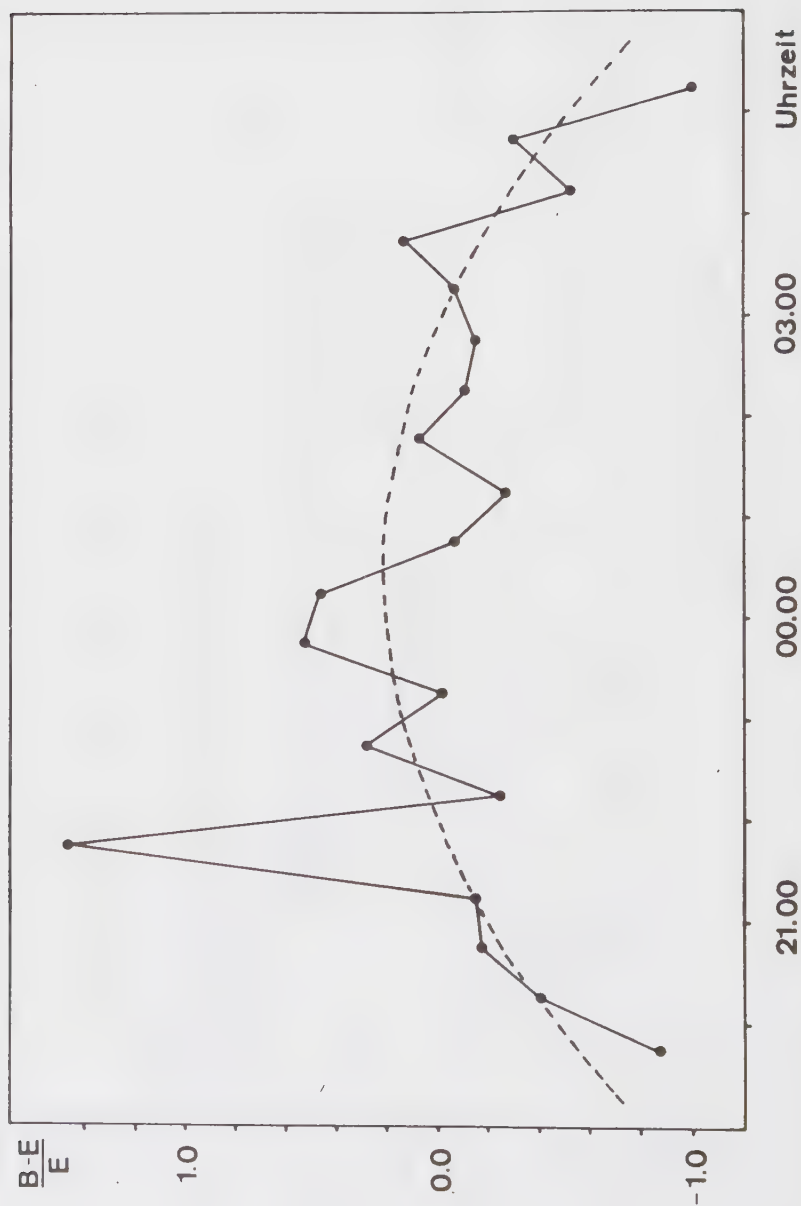
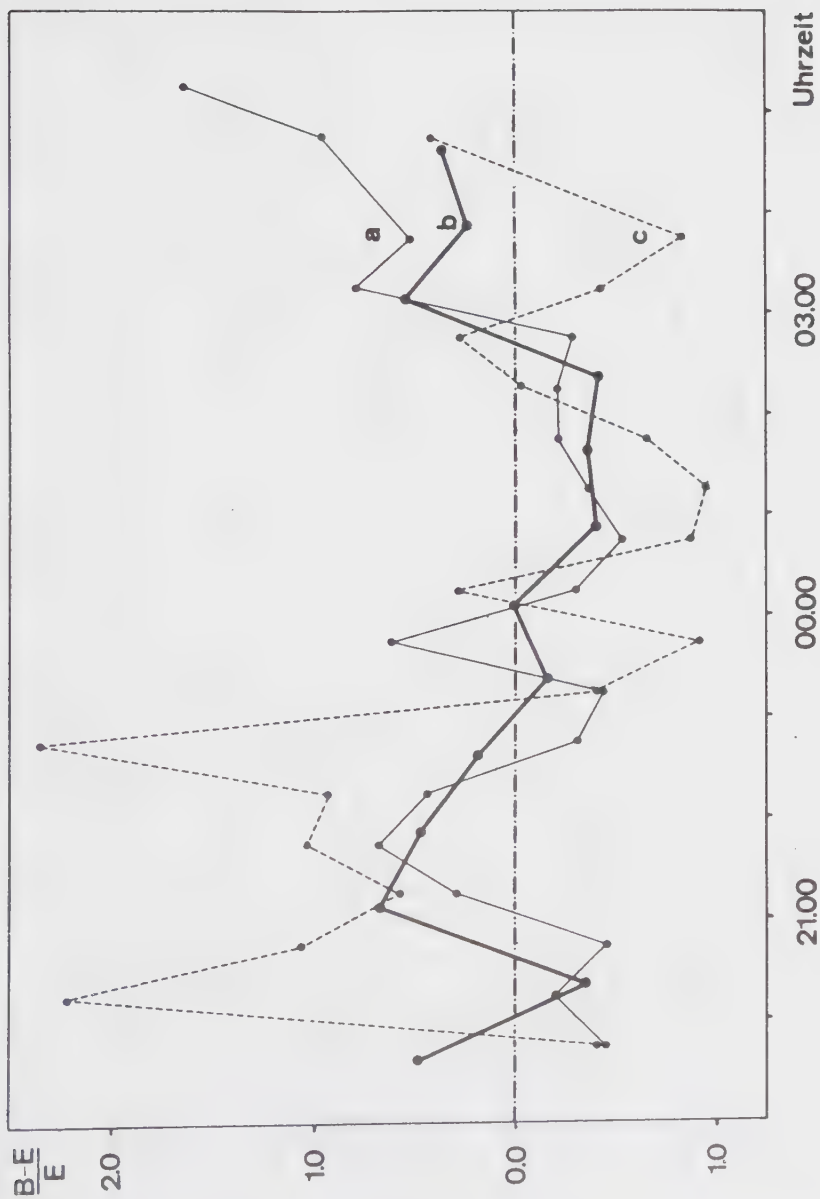


Abbildung 32:



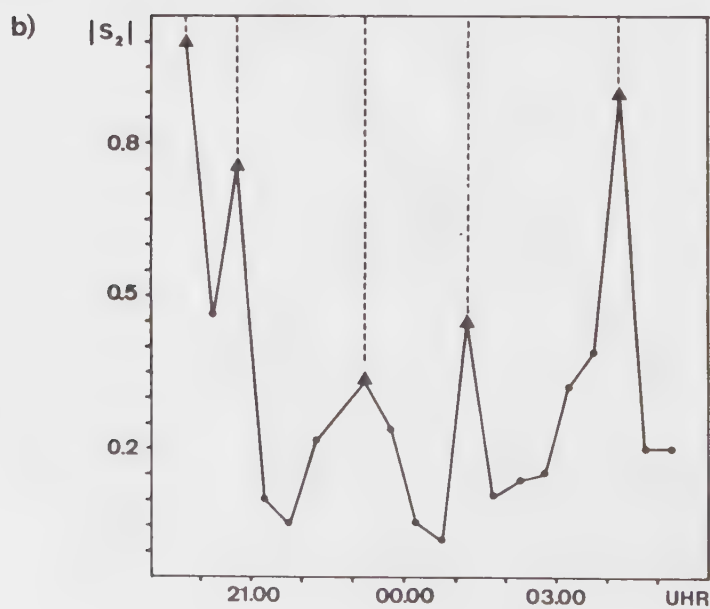
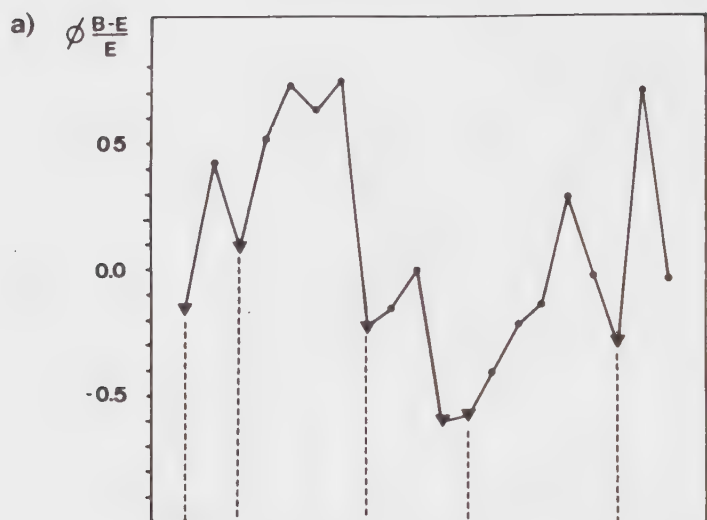


Abbildung 34:

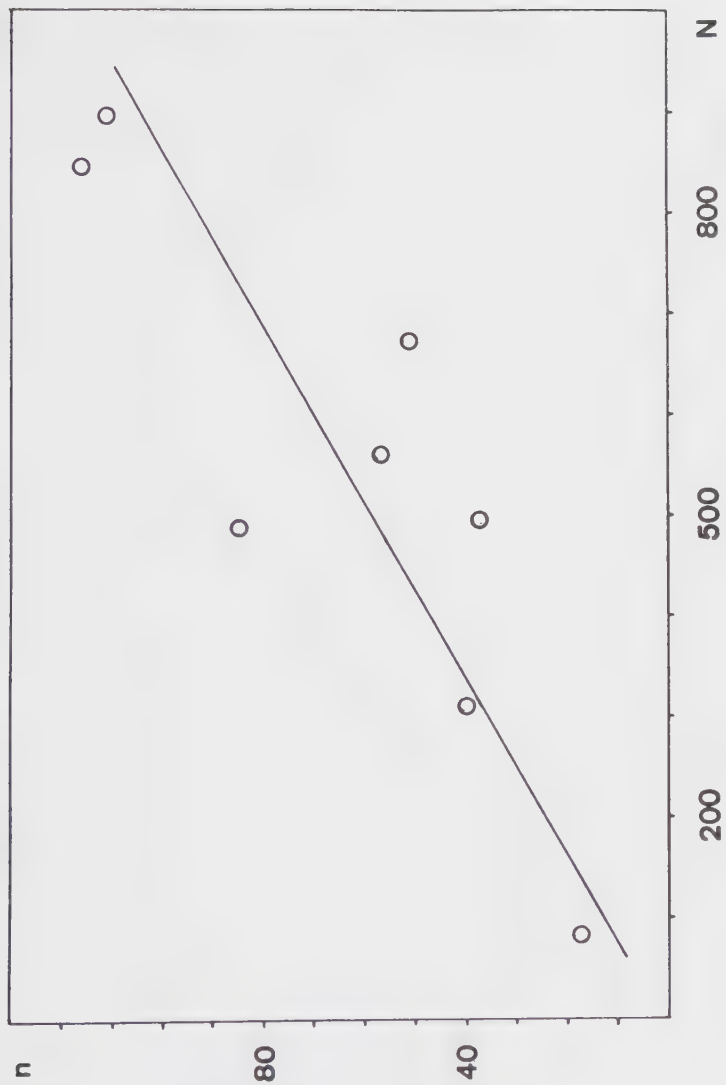


Abbildung 35:

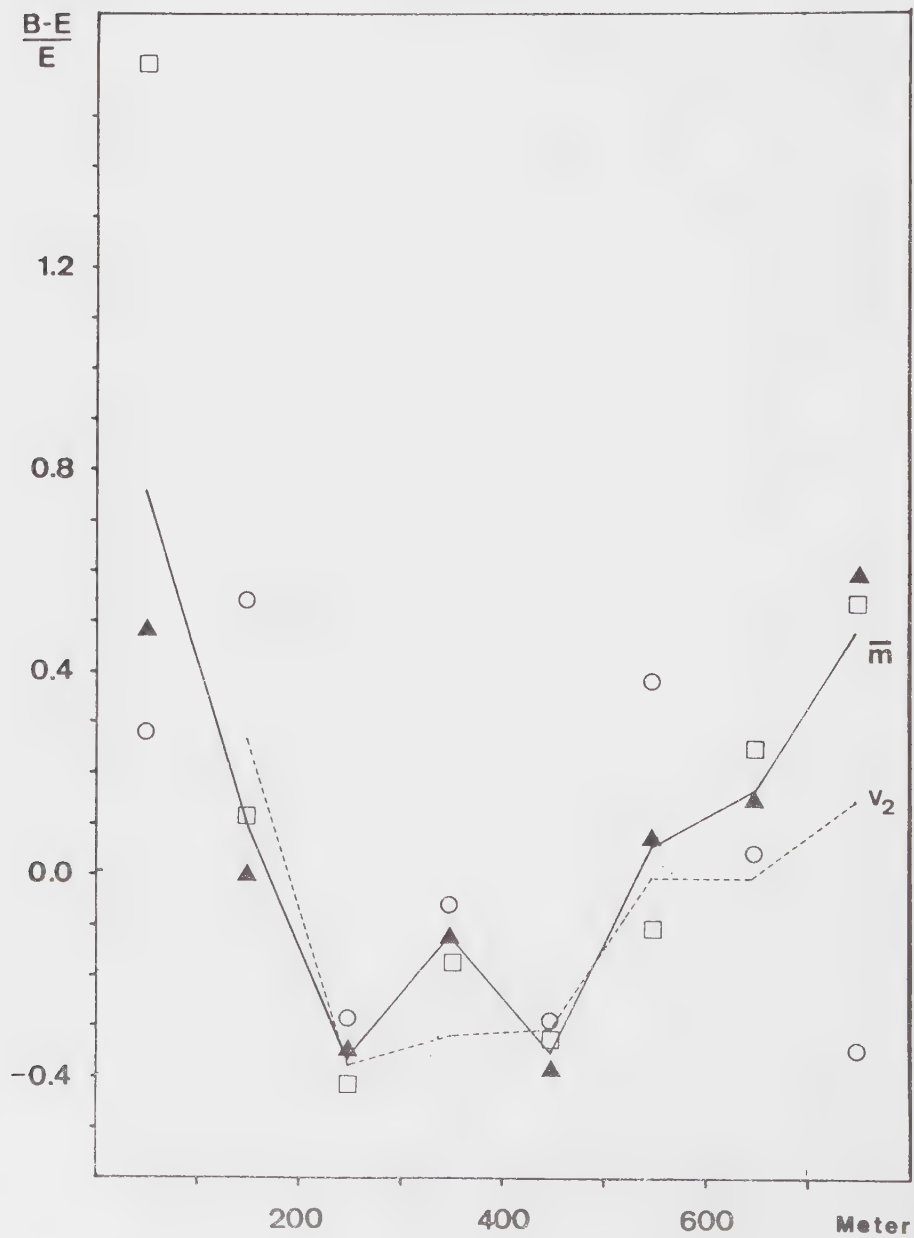


Abbildung 36:

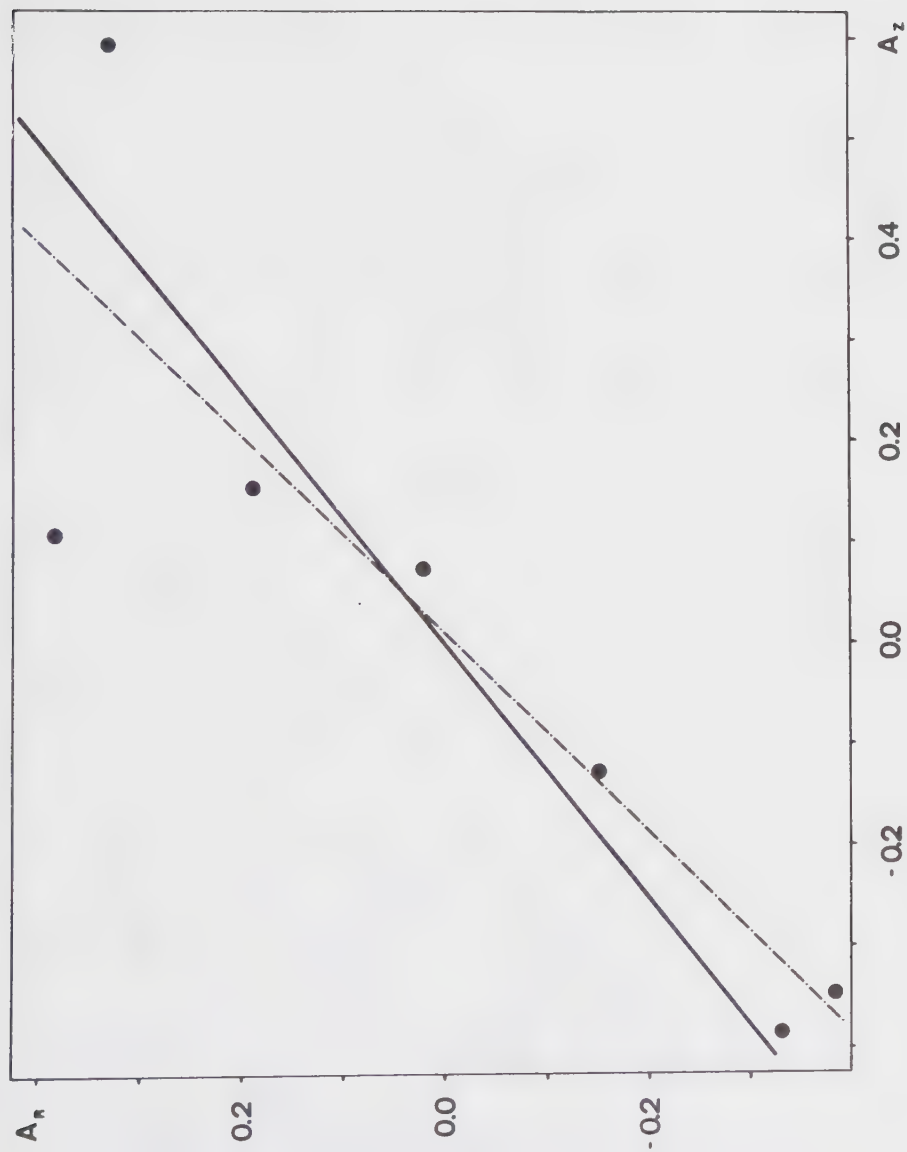
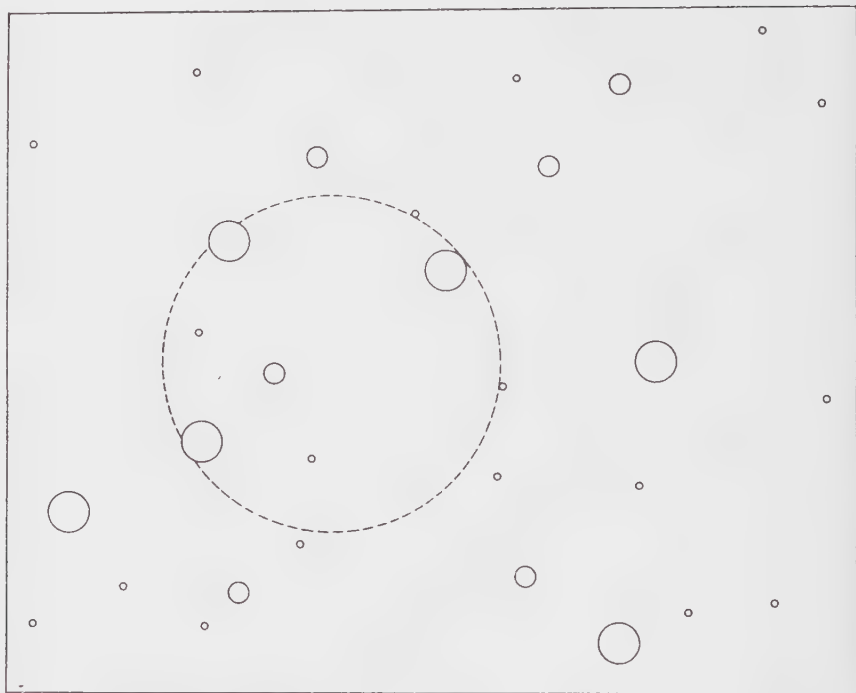


Abbildung 37:

B



A

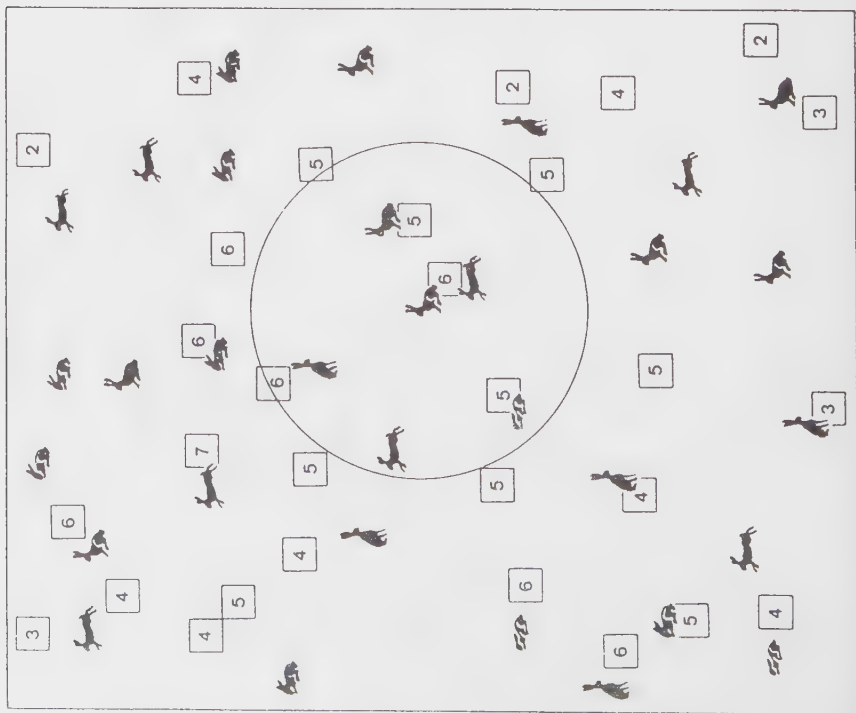
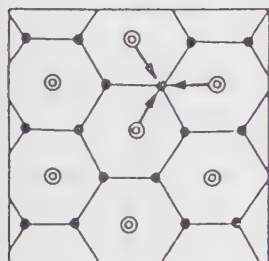
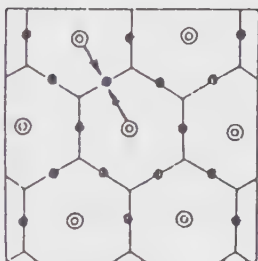


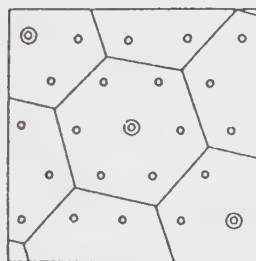
Abbildung 38:



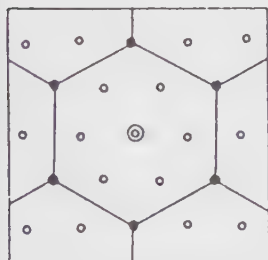
$K = 3$



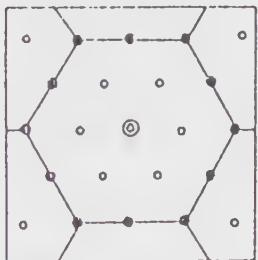
$K = 4$



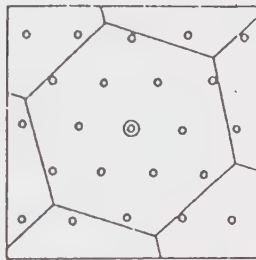
$K = 7$



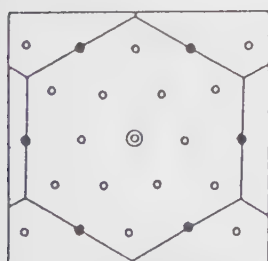
$K = 9$



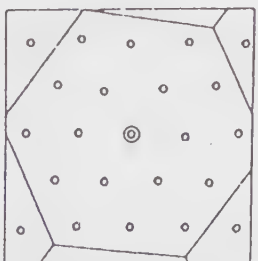
$K = 12$



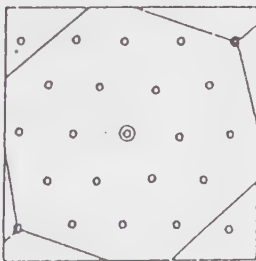
$K = 13$



$K = 16$



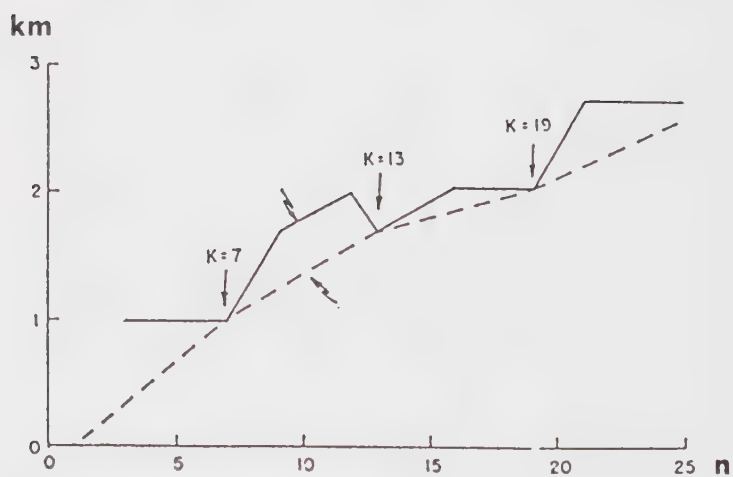
$K = 19$



$K = 21$

Die neun kleinsten hexagonalen Territorien in einer Siedlungsverteilung nach Lösch. Quelle: Lösch, 1954, S. 118.

Abbildung 39:



Relative Effizienz der hexagonalen Territorien in Fig. 5.4.

Curriculum vitae

Am 12. Dezember 1942 wurde ich, Hans Peter Pfister, Bürger von Wetzikon ZH, in Frauenfeld geboren. Die Primar- und Mittelschule besuchte ich 1949 - 62 in Frauenfeld, wo ich mit der Maturität Typus B abschloss. Im Herbst 1964 immatrikulierte ich mich an der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Hier beendigte ich meine Studien im Herbst 1970 mit dem Diplom in Zoologie. Bis Mitte 1972 war ich als Halbassistent mit dem Aufbau einer wildkundlichen Dokumentationsstelle beschäftigt. Anschliessend arbeitete ich an meiner Dissertation unter der Leitung von Prof. Dr. Hans Kummer. 1976-78 war ich Hilfslehrer am Seminar Kreuzlingen und an der Gemeindeschule St. Moritz. Im gleichen Zeitraum erarbeitete ich ein wildökologisches Inventar im Kanton Thurgau. Seit 1978 bin ich als Administrator vollamtlich an der Schweizerischen Vogelwarte Sempach angestellt.

Während meines Studiums habe ich die Vorlesungen, Kurse und Uebungen der folgenden Professoren und Dozenten besucht:

Akert, Batschelet, Biegert, Blatter, Burla, Chen, Dreiding, Eugster, Hadorn, Hampel, Hediger, Hunsperger, Jungen, Kuhn-Schnyder, Kummer, Ludwig, Markgraf, Nüesch, Rast, Rieber, Rutishauser, Schlittler, Stüssi, Rohweder, Tardent, Töndury, Wagner, Wanner, Wehner, Widmer, Woodtli, Ziswiler.

